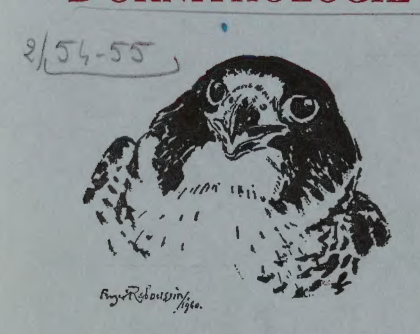
I.S.S.N. 0030-1531

Volume 54, 1984 - 85 N° 1

L'OISEAU

ET LA

REVUE FRANÇAISE D'ORNITHOLOGIE



REVUE TRIMESTRIELLE

DE LA

SOCIÉTÉ ORNITHOLOGIQUE DE FRANCE

Rédaction : 55, rue de Buffon, 75005 Paris



L'OISEAU

ET LA

REVUE FRANÇAISE D'ORNITHOLOGIE

Abonnement annuel : France : **220 F**
Etranger : **260 F**

Les manuscrits doivent être envoyés en double exemplaire, dactylographiés et sans aucune indication typographique, au Secrétariat de rédaction : 55, rue de Buffon, 75005 Paris.

Les auteurs sont priés de se conformer aux recommandations qui leur sont fournies au début du premier fascicule de chaque volume de la Revue.

La rédaction, désireuse de maintenir la haute tenue de ses publications et l'unité de la présentation, se réserve le droit de modifier les manuscrits dans ce sens.

Elle ne prend sous sa responsabilité aucune des opinions émises par les auteurs des articles insérés dans la Revue.

I.S.S.N. 0030-1531

Volume 54 Année 1984

L'OISEAU ET LA REVUE FRANÇAISE D'ORNITHOLOGIE



REVUE TRIMESTRIELLE
DE LA
SOCIÉTÉ ORNITHOLOGIQUE DE FRANCE
Rédaction : 55, rue de Buffon, 75005 Paris

RECOMMANDATIONS AUX AUTEURS

1) TEXTE

— Les auteurs sont priés de remettre leur manuscrit en 2 exemplaires (1 *original* + 1 double) dactylographiés à double interligne avec une marge de 4 cm au moins, sur un seul côté de chaque page.

— Seuls seront soulignés les noms scientifiques destinés à être imprimés en italiques. Il est demandé de ne porter aucune autre indication typographique.

— Les feuillets seront numérotés dans l'ordre, en haut à droite.

— L'emplacement approximatif des figures ou tableaux sera indiqué, au crayon, dans la marge.

2) REFERENCES

— Les références seront mentionnées dans le texte par le nom de l'auteur, suivi de l'année de publication.
Exemple : Moreau (1967).

Dans le cas où la citation serait tirée d'un livre ou d'un long article, on précisera le numéro de la page dans le corps du texte. Exemple : Géroudet (1957 : 15).

— Seuls les travaux cités doivent être mentionnés dans la liste des références.

— La liste des références sera dactylographiée à triple interligne, afin que la Rédaction puisse, le cas échéant, effectuer les corrections nécessaires.

— Pour rendre la présentation uniforme, les auteurs sont priés de se conformer aux modèles suivants :

Citation d'un article :

Smith, K.D. (1938). — Notes on Corsican birds. *Ibis,* 80 : 345-346.

Citation d'un livre :

Géroudet, P. (1957). — *Les passereaux. III.* Neuchâtel-Paris : Delachaux et Niestlé.

3) ADRESSE

— Les auteurs voudront bien indiquer leur adresse complète après la liste des références.

4) RESUME

— Tous les manuscrits considérés comme « articles » (c'est-à-dire occupant plus de quatre pages imprimées) seront suivis d'un résumé.

— La revue ne publie pas de résumés en français, mais nous demandons aux auteurs de rédiger un résumé en anglais ou, s'ils ne le peuvent pas, de fournir un résumé en français qui sera traduit.

— La longueur du résumé ne devra pas excéder 5 % de celle de l'article.

5) CORRECTIONS

— Les auteurs qui désireraient corriger eux-mêmes les premières épreuves de leurs articles sont priés de l'indiquer, au crayon, sur leur manuscrit. Il leur est instamment demandé de retourner ces épreuves dans les 8 jours qui suivent la date de réception, sinon les corrections seront faite d'office par la Rédaction.

— Les corrections seront portées *uniquement au crayon*. Elles devront être réduites au strict minimum : erreurs typographiques ou modifications mineures de style. Il ne peut être question de refaire un paragraphe entier, car ceci entraînerait des frais de composition supplémentaires.

6) TIRES-A-PART

— Les auteurs porteront au crayon *sur leur manuscrit* le nombre de tirés-à-part qu'ils désirent. Les 25 premiers exemplaires sont gratuits ; les exemplaires en sus seront payés par les auteurs. Les notes et faits divers ne donnent pas lieu à l'envoi de tirés-à-part, sauf demande expresse et dans ce cas les tirés-à-part sont aux frais des auteurs.

7) ILLUSTRATIONS

— Elles seront réduites au strict minimum.

— Tableaux, figures et photos seront numérotés au crayon, en chiffres arabes, et leurs légendes seront dactylographiées *sur une feuille à part.*

a) Figures.

— Les figures (graphiques, schémas) seront dessinées sur papier calque, *à l'encre noire* (encre de Chine de préférence).

— Les symboles et les chiffres doivent être assez grands car ils sont fortement réduits au clichage.

— Pour les surfaces en grisé, il est recommandé d'utiliser une trame à pointillé assez lâche (une trame trop serrée produirait une tache noire au clichage).

— Il est conseillé de dessiner les chiffres et les lettres avec un « Normographe » ou d'utiliser des lettres auto-collantes qui seront fixées avec soin (par mesure de sécurité, il est bon de protéger la feuille de papier calque avec une autre feuille servant de cache).

— Il est instamment demandé de ne dactylographier *aucune indication* sur le papier calque.

b) Tableaux.

— Eviter les tableaux qui font double emploi avec le texte ou les figures.

— Les tableaux ne devront comporter *aucune rature*, et ils seront dactylographiés. Les traits de séparation des colonnes seront tirés à la machine à écrire ou à la plume (avec de l'encre *noire*, à l'exclusion de toute autre couleur). Ces traits de séparation seront *continus*.

— On laissera des intervalles équilibrés entre les traits et le texte.

— Ne pas oublier que les tableaux sont réduits au clichage et que leur largeur ne pourra pas excéder 11,5 cm quand ils seront imprimés.

— Il est indispensable que les auteurs exercent un contrôle rigoureux des données présentées dans les tableaux car *aucune correction* ne pourra leur être apportée par la suite. Toute modification ultérieure des tableaux après clichage serait entièrement aux frais des auteurs.

c) Photos.

— Pour être publiées, les photos devront constituer une innovation sur le plan photographique ou posséder un réel intérêt documentaire. Leur nombre sera limité au strict minimum.

— Les auteurs sont priés d'envoyer des tirages sur papier en noir et blanc brillant, bien contrastés et sans rayures. Leur format devrait, si possible, être supérieur à celui qui est prévu dans la Revue.

— Ne porter aucune indication sur les photos, sinon au dos et au crayon.

N'oubliez pas qu'un manuscrit bien présenté ira plus vite chez l'imprimeur ! Nous comptons sur votre compréhension. D'avance, merci.

LA RÉDACTION.

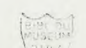
Mise en évidence par biotélémétrie de territoires alimentaires individuels chez un oiseau colonial, le Héron cendré *Ardea cinerea*. Mécanisme de répartition et de régulation des effectifs des colonies de hérons

par Loïc MARION

I. — INTRODUCTION

Les différentes hypothèses sur les facteurs de régulation des populations animales et sur le partage des ressources alimentaires se sont largement appuyées, depuis les travaux précurseurs de LACK (1954 *b*, 1964, 1966, 1968), KLUYVER et TINBERGEN (1953), KLUYVER (1966) et WYNNE EDWARDS (1962, 1966), sur les oiseaux et, à l'origine, sur ceux présents en Europe du nord. Très tôt, les mésanges d'une part, les oiseaux marins et les hérons d'autre part, ont servi de modèles pour différencier les deux grandes stratégies de reproduction et d'occupation de l'espace : territoriale et coloniale. L'efficacité de la recherche alimentaire est considérée comme le processus majeur de l'évolution de la dispersion optimale des nids correspondant à ces deux stratégies (BROWN 1964, CROOK 1965, BROWN et ORIANS 1970, KREBS 1974, 1978, KREBS et DAVIES 1978, ANDERSSON et GOTMARK 1980) : lorsque la répartition spatio-temporelle de la nourriture est régulière, les couples peuvent se partager l'espace en territoires individuels d'où sont exclus les congénères ; inversement, lorsque la répartition de la nourriture est aléatoire, les zones alimentaires ne sont plus défendables. Dans le premier cas, les déplacements sont minimisés si les nids sont régulièrement répartis dans tout l'environnement, alors que dans le second cas c'est la localisation groupée des nids en colonie, au centre de la zone, qui est avantageuse (HORN 1968). La colonie peut alors jouer un véritable rôle de centre d'information alimentaire (HORN 1968, FRY 1972, WARD et ZAHAVI 1973, KREBS 1974, 1978, EMLEN 1975, ERWIN 1977, DESGRANGES 1978, VEEN 1980, BURGER 1981).

Le Héron cendré, grâce à l'outil remarquable et sans équivalent que constituent les recensements annuels effectués en Grande-Bretagne depuis 1928 (NICHOLSON 1929, SHARROCK 1976), a fait l'objet de nombreuses discussions sur la signification de la colonialité, mais aussi sur les mécanismes



de régulation des populations d'oiseaux. L'étonnante stabilité des effectifs anglais est citée dans tous les ouvrages de synthèse et cette espèce a même été avancée comme preuve de l'inutilité de la territorialité comme facteur de régulation chez les oiseaux (LACK 1954 *c*). Cet intérêt lui a valu d'être l'Ardéidé le plus étudié. Mais plusieurs points fondamentaux de son écologie restent paradoxalement non démontrés, et l'enjeu théorique sans doute excessif conféré dès le départ à certains de ces travaux a privilégié les hypothèses et les postulats au détriment des preuves. La *stratégie d'exploitation du domaine vital de la colonie par chacun de ses membres* n'a jamais été étudiée et la phrase de LACK (1954 *a*) : « the dispersion of the breeding pairs in accordance with the feeding conditions presents an unsolved problem in Bird behaviour » reste d'actualité (cf. PATTERSON 1965). De même, le *mécanisme de régulation de la taille des colonies* n'a pas été démontré, pas plus que chez les autres Ardéidés où les sites de nids ne sont jamais saturés. Le rôle éventuel joué par la quantité de nourriture reste une hypothèse (BRAAKSMA et BRUYNS 1950, LACK 1954 *b*, BURTON 1956, CUSTER *et al.* 1980), tout comme chez les oiseaux marins (ASHMOLE 1963, BOURNE 1963, LACK 1968, NELSON 1970). La multiplication récente des travaux sur la colonialité et la théorie du centre d'information alimentaire, qui prennent largement les Ardéidés comme modèle (WARD et ZAHAVI 1973, KREBS 1974, 1978, KREBS et DAVIES 1978, SPRUNT *et al.* 1978, DESGRANGES 1978, CUSTER *et al.* 1980, PRATT 1980, BURGER 1981) n'a pas levé ces interrogations.

Ces difficultés d'interprétation nous ont convaincu de la nécessité d'aborder ces questions par une approche plurithématique, l'interrelation des éléments recueillis sur l'ensemble aire d'alimentation — colonie de reproduction étant seule susceptible de combler les lacunes de chaque thème. Pour cela, nous avons étudié simultanément, sur une même population et pendant plusieurs années, les principaux facteurs présumés déterminer les stratégies d'exploitation du milieu développées par le Héron cendré en période de reproduction : comportement reproducteur, comportement et régime alimentaire, rythme d'activité, bilan énergétique, dynamique de population, migration et échanges entre colonies, historique des peuplements. Cette étude globale est effectuée depuis 1976 dans la région d'Europe la plus densément peuplée par le Héron cendré, la Bretagne méridionale, offrant une situation comparative idéale entre une douzaine de colonies comptant chacune de quelques couples à plusieurs centaines, dont la plus importante connue pour l'espèce, le lac de Grand-Lieu (MARION 1980 *b*) ; de plus, on y observe l'éventail pratiquement complet des milieux aquatiques : côtes marines, vasières intertidales, fleuves, rivières, ruisseaux, lac, étangs, tourbières, prairies inondables, polders et canaux, marais salants... Certains des thèmes de ce programme ont déjà fait l'objet de publications (MARION 1976, 1979 *a*, 1979 *b*, 1979 *c*, 1980 *a*, 1980 *b*, 1980 *c*, 1980 *d*).

Le présent travail examine les résultats obtenus par la méthode du radio-tracking (cf. aussi MARION 1979 *b*, 1982), dont l'emploi s'est avéré indispensable pour suivre pendant plusieurs semaines des oiseaux reproducteurs allant se nourrir de jour comme de nuit dans un rayon de 40 km autour de la colonie, et montrant un comportement élaboré de dissimulation. Cette échelle d'analyse individuelle était en outre nécessaire

pour pallier les limites de nos analyses précédentes faites à l'échelle des colonies entières. Pour ces raisons, et du fait que le radio-tracking n'a fait l'objet que d'une application non publiée chez les Ardéidés (BATEMAN 1970, cf. DUSI *et al.* 1971 *a*, 1978), nous accorderons une place importante à la description des comportements individuels observés, avant de les confronter aux résultats des analyses antérieures basées sur l'observation de plusieurs milliers d'individus.

II. — MILIEU D'ETUDE

Les hérons reproducteurs ont été capturés sur les nids, dans le but initial d'équiper les deux oiseaux du couple, dans la colonie du lac de Grand-Lieu (Loire-Atlantique). La taille de cette colonie (1 300 couples) permet de minimiser l'impact des éventuelles pertes d'oiseaux sur sa dynamique. La dispersion des nids sur 1 500 ha de milieu très fermé (forêt de *Salix* et *Alnus* sur tourbières flottantes au milieu d'un lac de 4 000 ha) permet de ne déranger que les couples choisis. Inversement, la héronnière, constamment inondée, présente l'inconvénient d'une exceptionnelle difficulté d'accès, ce qui a grevé le temps passé à capturer les oiseaux.

La moitié du lac est envahie à partir d'avril-mai par une végétation palustre (*Scirpus lacustris, Nymphea alba, Trapa natans*), bordant les roselières abritant les forêts. Cette surface relativement restreinte contraint plus de 90 % des hérons à franchir environ 15 km de bocage (cultures, prairies, bois) et d'infrastructures humaines (villes, routes) pour rejoindre d'autres marais, couvrant environ 60 000 ha sur les 500 000 ha constituant les 40 km de rayon du domaine vital de la colonie (fig. 2). Au nord, s'étend sur 70 km l'estuaire de la Loire, bordé de prairies inondables sillonnées de fossés et canaux, dans lequel se jette la rivière l'Erdre. A l'ouest, ce sont 40 000 ha de marais poldérisés parcourus d'un réseau très dense de petits canaux, conquis sur la mer depuis le 18ᵉ siècle, et d'anciens marais salants. Plusieurs petites rivières, dont deux alimentent le lac, sillonnent cette région (cf. MARION 1976, 1979 *b*).

Les premiers hérons arrivent dans la colonie vers la mi-janvier, en provenance de leurs aires d'hivernage : ouest de la France, Espagne, Portugal, Afrique du nord, Sénégal, Sierra Leone ; la majorité arrive fin février-début mars. L'incubation dure 27 jours (mars-avril) et les jeunes ($\bar{x}$ = 2,7 par nid à l'envol) demeurent au nid 9 à 10 semaines. La nichée se disperse ensuite et le couple se défait aussitôt. La majorité de la colonie est désertée début juillet, avant l'erratisme et la migration (MARION et MARION 1976).

III. — MATERIEL ET METHODES

Les données obtenues par radio-tracking portent sur 2 050 heures de terrain dont 1 536 heures de suivi effectuées lors de 4 saisons de reproduction (1977, 1978, 1981, 1982), qui ont nécessité le parcours de plus de 29 000 km autour de la colonie. Les résultats seront comparés à ceux obtenus lors de 6 130 heures d'observation d'oiseaux non équipés d'émetteurs, effectuées durant 7 années d'étude (1976-1982).

A. — Matériel utilisé et principe d'utilisation

Nous avons utilisé un récepteur AVM LA 12, placé dans une camionnette et couplé à une double antenne Yagi fixée sur le toit et dépassant ce dernier

de 2 m (soit 4,30 m au-dessus du sol). Cette hauteur a été déterminée en fonction de celle des tabliers de ponts et des fils téléphoniques, les déplacements des hérons dans un rayon de 40 km obligeant l'opérateur à emprunter le réseau routier et à traverser des villes parfois importantes. Les distances de captage des émetteurs ont varié de 1 km (oiseau au fond d'un fossé) à 34 km (oiseau volant à plus de 500 m de haut). Lors des vols à altitude moyenne (50-80 m), cette distance était de 8-10 km au-dessus du bocage.

Nous avons utilisé trois séries d'émetteurs : 2 SB2 d'AVM pesant 30 g avec la pile et la fixation, 8 pesant 77 g et 18, que nous avons construits d'après le modèle voisin du type SB2 décrit par ZIMMERMANN *et al.* (1976), dont le poids a été progressivement abaissé de 100 g (5 à 6 % du poids de l'oiseau) à 18 g (0,9 à 1,3 %), afin de diminuer les réactions comportementales violentes observées lors des premiers essais. L'utilisation initiale de grosses piles était destinée à suivre les oiseaux sur deux cycles annuels. Ces 18 premiers émetteurs ont été placés sur le dos des oiseaux, afin d'éviter leur perte lors des mues et les problèmes de transmission lorsque l'oiseau chasse en eau profonde. Nous avons utilisé un harnais de cordelette de nylon, suffisamment fine pour se glisser sous les plumes et assez grosse pour ne pas blesser l'oiseau. Les mouvements (ailes, pattes, queue, cou) étaient parfaitement libres, et la déglutition de très grosses proies n'était pas contrariée (fig. 1 A) (1). Nous avons abandonné ce procédé en 1981 et 1982 pour fixer directement l'émetteur à la base des rectrices, l'émetteur étant dissimulé entre celles-ci et les sous-caudales, l'antenne fouet de 30-40 cm passant verticalement entre les rectrices (fig. 1 B).

B. — Capture et réactions comportementales des hérons reproducteurs

En France, le Héron cendré, longtemps considéré comme nuisible et systématiquement pourchassé, figure parmi les oiseaux les plus farouches et sa protection légale fin 1975 n'a pas modifié ce comportement. L'Homme s'approchant près d'une colonie provoque une fuite immédiate de tous les reproducteurs. Aucune méthode n'existait jusqu'à présent pour leur capture, hormis les filets (DUSI *et al.* 1971 *b*, PARRIS 1977), expérimentés sur des espèces peu farouches (U.S.A.) mais dont nous avons écarté l'emploi, comme celui des autres moyens de capture violente (pièges, nœuds coulants), devant les risques d'abandon du nid, abandons observés chez des espèces moins peureuses comme le Goéland argenté, la Mouette rieuse ou le Faisan (VERMEER 1970, KUCK *et al.* 1970, LEBRETON 1981). Le fusil hypodermique n'est pas utilisable chez les oiseaux (mortalité).

Devant ces contraintes, nous avons mis au point une technique de capture douce, par soporifique agissant par voie digestive, placé dans un poisson déposé dans le nid (MARION 1979 *b*, 1982, 1983). Cette méthode reste délicate d'emploi, pour des raison de physiologie avienne (cf. ALAMARGOT et FAUBLÉE 1977), et aléatoire : 121 essais de capture, portant sur 61 journées réparties sur 4 ans, ont été nécessaires pour capturer 28 adultes (MARION 1982). Sur les 25 oiseaux radio-équipés, 13 ont abandonné leur nid entre 1 et 23 jours après la capture, 2 sont morts noyés pendant l'anesthésie et 1 s'est entravé dans le harnais. Cette espèce apparaît donc comme l'une des plus sensibles au port d'un émetteur, par la gêne au plumage plus que par le poids supporté. Seule une partie des oiseaux portant l'émetteur sur les rectrices ont poursuivi au moins partiellement l'élevage de leur nichée, mais tous ont marqué une période d'adaptation, allant de quelques heures à 7 jours, et caractérisée par le maintien dans ou près de la colonie et par une grande activité de toilette. Néanmoins, le comportement est redevenu normal par la suite, comparativement aux oiseaux témoins (MARION 1983). Seuls deux oiseaux (A et I, tableau I) ont manifesté un rythme d'activité perturbé et peut-être aussi une chute de leur rang hiérarchique, et ont finalement abandonné leur nichée en cours d'élevage.

(1) Pour des raisons de commodité de lecture, les figures 1 à 5 constituent les planches hors-textes I à IV (voir après la page 8) et les figures 13 et 14 ainsi que le tableau XI constituent les planches V, VI et XI (voir après la page 32).

Les captures de ces oiseaux ont eu lieu lorsque les jeunes avaient entre 2 et 20 jours ($\bar{x}$ = 9 j), pendant la « période de garde » continuelle du nid assurée à tour de rôle par les parents pendant une à quatre semaines ($\bar{x}$ = 23 j)

C — Nombre d'oiseaux étudiés et durée des observations

9 oiseaux ont été suivis pour une durée allant de 8 à 72 jours ($\bar{x}$ = 46 j), pendant l'élevage de leur nichée (tableau I) Pour certains, l'observation s'est poursuivie après l'émancipation des jeunes, qui intervient à 60-65 jours Le suivi global totalise 235 « séquences de chasse » (2) déterminées lors de 411 jours-individus Les émetteurs totalisent 340 jours de fonctionnement sur les oiseaux. 4 sont tombés en panne entre le 8e et le 69e jour, malgré une durée théorique variant selon les émetteurs de 2 à 15 mois, et 5 sont tombés avec les plumes.

TABLEAU I. — Description du suivi par radio-tracking des 9 oiseaux équipés d'émetteurs : période et durée de l'étude, durée du fonctionnement des émetteurs et cause de l'arrêt du suivi, stade de reproduction, période d'adaptation après la capture et succès reproducteur de chaque individu.

OISEAUX	A	B	C	D	E	F	G	H	I	9
période d'étude	1978	1981			1982					
	0 6– 17/8	16 6– 24/6	6– 13/6	20 6– 19/8	9 5– 25 6	9 5– 3/7	9 6– 2/7	26/5– 4/8	22 6– 13/8	
fonctionnement de l'émetteur (j)	69	8	13	48	47	55	24	23	53	$\bar{x}$= 38
cause d'arrêt	panne	panne	panne	panne	chute	chute	chute	chute	chute	
période de contrôle (j)	69	8	13	72	47	55	24	70	53	411
jours suivis pendant l'élevage	15	8	13	61	40	55	24	47	23	286
jours suivis après l'élevage	54	0	0	11	7	0	0	23	30	125
durée d'adaptation (déplacements limités)(j)	6	0	0–1	4 5	(0)	(0)	7	0	4–5	0–7
nombre de jeunes lors de la capture	2	3	2	4	2	3	3	3	2	$\bar{x}$=2,67
nombre de jeunes émancipés	2	3	2	3	2	2	3	3	2	$\bar{x}$=2,44

Ces pertes ont entraîné l'arrêt du suivi, excepté pour les oiseaux D et H, utilisant chacun une zone unique de chasse, sur laquelle nous avons pu contrôler visuellement leur présence pendant une durée supplémentaire respective de 24 et 47 jours (oiseaux reconnaissables à leur bague).

Les observations ont porté sur les zones d'alimentation fréquentées, l'axe de vol utilisé sur les trajets, la vitesse de vol et la hauteur, les déplacements et le rythme d'activité sur les zones de chasse, le régime alimentaire, la durée de présence sur le nid, les relations sociales L'observation a surtout eu lieu le jour, du lever au coucher du soleil, moins fréquemment la nuit, à raison de 8 à 18 heures 24 h pendant toute la durée du fonctionnement des émetteurs En 1981, chaque oiseau a été équipé après la perte de l'émetteur de l'oiseau suivi précédemment. En 1982, les oiseaux E et F ont pu être suivis simultanément car ils fréquentaient uniquement le lac de nidification Les 3 autres oiseaux ont

(2) Intervalle de temps (en moyenne 10 heures) séparant le départ de l'oiseau de son nid pour aller se nourrir et son retour sur celui-ci (cf. MARION 1979 *b*)

été équipés lorsque le suivi permanent des oiseaux E et F n'était plus nécessaire (utilisation invariable des mêmes zones). Nous suivions alors en priorité l'oiseau présent sur ses zones d'alimentation, contrôlant cependant à intervalles réguliers les autres individus.

IV. — RESULTATS

Les hérons radio-équipés, nommés selon la chronologie de capture A à I, ont fréquenté chacun des zones d'alimentation privilégiées, réparties dans un rayon de 38 km autour de la colonie. Le choix de ces zones, leurs caractéristiques écologiques et leur éloignement du nid, le comportement social et la mobilité des oiseaux montrent d'importantes variations individuelles de stratégies d'exploitation du milieu trophique, rendant utile une description préalable de chaque situation individuelle. La figure 2 montre quatre principale situations :

UN SITE D'ALIMENTATION PRIVILÉGIÉ

— *zones alimentaires riches*, correspondant à l'optimum écologique de l'espèce (> 10 % de la superficie en eaux exploitables) *et peu dérangées par l'Homme.*
  + faible distance de la colonie : oiseaux E et F.
  + distance moyenne : oiseaux B et H ;
— *zones alimentaires secondaires* (milieux moins fréquentés : environ 2 % de la superficie en eaux exploitables) et *dérangées par l'Homme*
  + distance moyenne : oiseaux C et D ;
— *zones alimentaires marginales* (faibles ressources : moins de 0,05 % de la superficie en eaux exploitables) *et très dérangées par l'Homme*
  + distance faible à moyenne : oiseau I.

PLUSIEURS SITES D'ALIMENTATION PRIVILÉGIÉS

— *zones alimentaires riches et peu dérangées par l'Homme.*
  + au moins un des sites très éloigné : oiseaux A et G.

A — Description des situations individuelles

1) OISEAUX E ET F (fig 2 et 3)

Equipés le même jour, ils montrent un comportement rigoureusement semblable, restant cantonnés pendant tout l'élevage de leur nichée au lac de nidification.

Nous suivons E pendant 47 jours jusqu'à la chute de l'emetteur intervenant 7 jours après l'émancipation de sa nichée. Durant les 50 séquences de chasse observées, il utilise 7 postes de guet répartis sur 3 sites : 3 postes (E1, E2, E3) sur le premier site (1,5 km du nid), 3 pour le second (respectivement à 1,5 (E4) 2 (E5), 3 km (E6) du nid) et 1 pour le troisième (E7 : 4 km du nid). En fait, il fréquente surtout E1 (23 séquences completes et 6 partielles), le second poste (E4), qui ne totalise que 9 séquences complètes et 5 partielles est une zone d'alimentation communautaire, où plusieurs dizaines de hérons se partagent les poissons morts jetés régulièrement sur une île par les pêcheurs professionnels du lac. Les autres postes sont peu fréquentés, à l'exception d'un reposoir (E2) utilisé la nuit en fin d'élevage de la nichée et après l'envol de celle-ci.

Nous suivons F jusqu'à l'emancipation de sa nichee. Sur les 59 sequences de chasse déterminees en 55 jours, 46 complètes et 7 partielles ont lieu sur un site

préférentiel situé à 2 km du nid et comptant 2 postes de guet : F1, très utilisé (36 séquences complètes et 12 partielles), et F2, situé au même endroit que le poste E4 de l'oiseau E (décharge de poissons), utilisé pendant quelques jours seulement (5 séquences complètes et 9 partielles). F dispose aussi d'un perchoir à 400 m de son nid (F4), utilisé à plusieurs reprises avant de rejoindre l'un de ses postes de chasse habituels.

La hauteur de la végétation et la difficulté d'accès rapide pour l'observateur à ces sites marécageux ne permettent pas de contrôler visuellement ces oiseaux, et de vérifier leur éventuel comportement territorial sur E1 et F1. De même, il n'est pas possible de déterminer chez eux une éventuelle période de stress après la capture, ces oiseaux n'étant jamais sortis hors du lac.

2) Oiseaux B (fig. 2) et H (fig. 3)

L'oiseau B chasse hors du lac dès le lendemain de sa capture. Les 12 séquences suivies pendant les 8 jours avant la panne de l'émetteur sont localisées sur une zone de marais dépourvue d'arbres et sillonnée de canaux, à 20,5 km du nid. Il reste dans un rayon de 200 m pour toutes les séquences, mais la configuration du terrain ne permet pas de le suivre visuellement.

L'oiseau H rejoint aussitôt après la capture un site d'alimentation situé à 23,7 km de son nid, dans des marais sillonnés de canaux, auquel il reste fidèle pendant tout l'élevage de sa nichée (47 j). Après l'émancipation de celle-ci, il y demeure pendant au moins 23 jours. Ce site est limité par des territoires défendus par d'autres hérons. Lors des 19 séquences observées avant l'émancipation de sa nichée il en utilise toute la superficie, bien que le centre soit préférentiellement fréquenté. Il s'approche uniquement la nuit de la limite ouest, bordant les bâtiments d'une ferme. Cependant, il sort à deux reprises (cf. fig. 3, losanges) de ce site, allant une nuit chasser à 800 m environ et s'avançant une autre fois, le jour, sur 400 m à l'intérieur du territoire voisin, provoquant de la part de l'occupant une riposte immédiate, suivie d'une poursuite de l'intrus jusqu'à la limite commune des deux territoires. Sur son propre territoire, H se montre très agressif envers les quelques congénères qui tentent de s'y poser, provoquant leur fuite à 7 reprises dont 5 après une violente poursuite. Cependant, dans deux cas, H tolère momentanément des intrus sans réagir (1 adulte, puis 4 adultes le lendemain). Une semaine avant l'émancipation de sa nichée, il décale les limites de son territoire en s'établissant partiellement sur le territoire voisin, d'où il s'était fait chasser 42 jours auparavant, abandonnant alors une partie du sien à un groupe de hérons immatures en estivage. L'occupation partielle du territoire voisin semble s'être réalisée après l'abandon de celui-ci par son propriétaire initial, vraisemblablement après l'émancipation de sa nichée (mi-juillet). H se montre très agressif sur cette nouvelle portion de territoire, chassant par exemple tout à tour 5 hérons en moins de 5 minutes (cf. fig. 3, carrés).

3) Oiseaux C (fig. 3) et D (fig. 4)

L'oiseau C chasse le premier jour sur le lac, puis sur un site situé à 21 km du nid. Sur les 17 séquences de chasse observées pendant les 13 jours de suivi entre la capture et la panne de l'émetteur, 13,5 sont effectuées sur ce site, 2,5 sur le lac de nidification (dont celle du premier jour) et 1 hors du lac, non localisée mais probablement sur C1. Ce site est établi sur une rivière, l'Erdre, dans une portion très fréquentée par l'Homme (agglomération). Sur les 800 m de rive utilisés par cet oiseau de chaque côté de la rivière, seule la moitié est naturelle (saulaie). L'oiseau fréquente cette partie le jour, dissimulé dans la végétation, et l'ensemble la nuit, y compris les pelouses du parc public. Il utilise préférentiellement 2 postes de guet. Aucun autre héron n'a fréquenté ce site lors de nos observations et nous n'avons donc vu aucun comportement agressif. En dehors de C1, l'oiseau est vu une fois, pendant moins d'une heure dans un marais situé à 700 m de là, fréquenté par au moins 4 hérons (Cx). L'un de ces oiseaux chasse à 5 reprises les trois autres, dont C à deux reprises avant que celui-ci ne rejoigne C1. Cette seconde zone ne constitue donc pas une partie

de son domaine alimentaire. Les trois sites utilisés sur le lac de nidification (C2, C3, C4) sont dans l'axe de vol C1

L'oiseau D chasse sur le lac de nidification pendant les 5 jours suivant sa capture (3 séquences sur 2 sites à 1,5 km du nid), puis fréquente un site situé à 21 km du nid, sur le débouché d'un canal. Il reste cantonné à ce site D1 pendant tout l'élevage de sa nichée (61 jours à partir de la capture) et y demeure ensuite en permanence après l'émancipation de celle-ci, sans rejoindre son nid. Les 24 jours d'observation réalisés pendant l'élevage de la nichée permettent de déterminer 32 séquences de chasse : 21 sur D1, 5 dont l'axe de vol correspond à D1, 3 sur le lac, sur l'axe de vol de D1, et 3 séquences non contrôlées. D1 est composé de deux entités, représentées par les zones les plus boisées (rideaux d'arbres bordant les ruisseaux et canaux) et séparées par une zone remembrée plus dégagée, utilisée par d'autres hérons mais jamais par D. Celui-ci utilise préférentiellement 3 postes de guet. Il n'a que deux contacts avec des congénères, sur les postes a, b et c. Dans un cas, la brève présence d'un héron au poste a n'entraîne aucune réaction. Dans l'autre, D chasse violemment l'intrus en volant à sa rencontre et en le poursuivant jusqu'à la limite de D1. Par contre, il ne montre aucun comportement agressif lors d'un déplacement sur une zone voisine (d), malgré la présence de deux immatures qui le suivent continuellement. Cette zone semble ne pas faire partie de son territoire et n'avoir été fréquentée qu'une fois, suite à des dérangements humains répétés sur le poste b

---

Fig 1 — Fixations des émetteurs A — harnais (18 oiseaux, 1 succès) ; B — clips sur rectrices (10 oiseaux, 9 succès et 1 échec partiel).

Fig 2 — Aires alimentaires des 9 hérons radio-équipés, replacées dans le milieu physique et humain ; tirets — marais ; points — habitations ; lignes — principales routes suivies par la voiture réceptrice. La fréquentation humaine de cette région (540 000 habitants, dont 120 000 ruraux ; 251 km² avec Nantes, 65 km² sans Nantes) est l'une des contraintes écologiques majeures pour le Héron cendré, oiseau le plus peureux des 125 espèces de la région (distance moyenne minimale de fuite à découvert : 250 m). Ce point explique la présence des colonies à Grand-Lieu, malgré la barrière de bocage les séparant des zones alimentaires les plus fréquentées (marais).

Fig. 3 — Zones alimentaires des hérons radio-équipés E et F (haut) et C et H (bas), et diagrammes des séquences de chasse réparties selon chaque zone alimentaire. E et F fréquentent le lac de nidification, C les rives d'une rivière en zone péri-urbaine et H des marais poldérisés (traits = canaux ; pointillés = plan d'eau). Les étoiles situent l'emplacement des nids, les tirets les axes de vols. Les diagrammes donnent la répartition des séquences de chasse selon chaque zone alimentaire. Les chiffres précédant chaque zone indiquent le nombre de séquences accomplies en totalité sur ces zones ; les accolades représentent les séquences accomplies chacune sur plusieurs zones à la fois. Les chiffres placés en bas du diagramme totalisent le nombre de séquences en fonction du nombre de zones alimentaires sur lesquelles elles se sont déroulées (de gauche à droite : séquences sur 1, 2, 3 ou 4 zones).

Fig 4 — Zones alimentaires des hérons radio-équipés D, G et I et diagrammes des séquences de chasse réparties selon chaque zone alimentaire (cf. légende de la fig. 3). D fréquente les ruisseaux et canaux d'un marais bocager bordant la Loire (le médaillon situe le point haussé observé par l'oiseau en vol sur le trajet territoire-colonie), I les abreuvoirs et un ruisseau dans un bocage (grisé = bois, pointillé = vignes, lignes pointillées = haie (dont le chêne de guet), ligne noire et blanche = voie ferrée, lignes doubles = routes, lignes simples = chemins) et G deux marais analogues à celui fréquenté par H (traits = canaux ; grisé sur G3 = eau). Les lignes sur le médaillon de D retracent les principaux déplacements effectués en vol sur D1

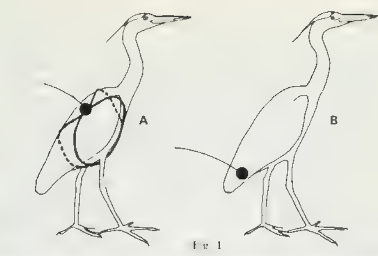


Fig 1

Fig 2



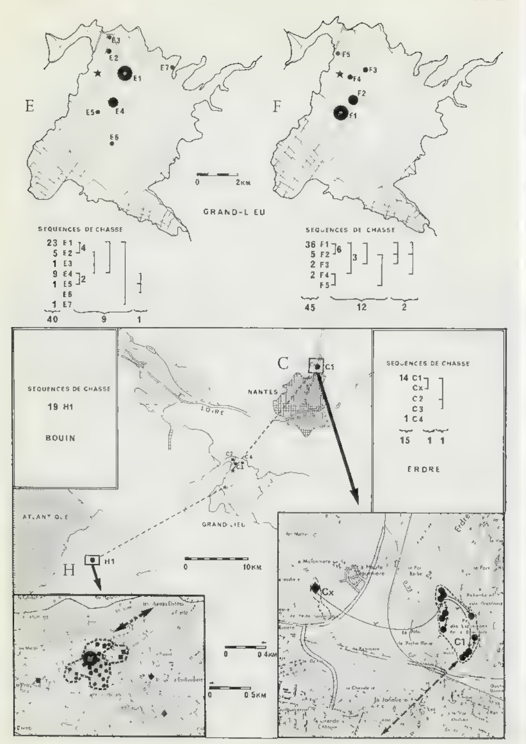

E
F
GRAND-LIEU
SEQUENCES DE CHASSE
23 E1
5 E2
1 E3
9 E4
1 E5
E6
1 E7
40
9
1
36 F1
5 F2
2 F3
2 F4
F5
45
12
2
SEQUENCES DE CHASSE
19 H1
BOUIN
C
NANTES
LOIRE
14 C1
Cx
C2
C3
1 C4
15
1 1
ERDRE
H
0
2KM
10KM
0 4KM
0 5KM
Cx
C1

Fig. 3

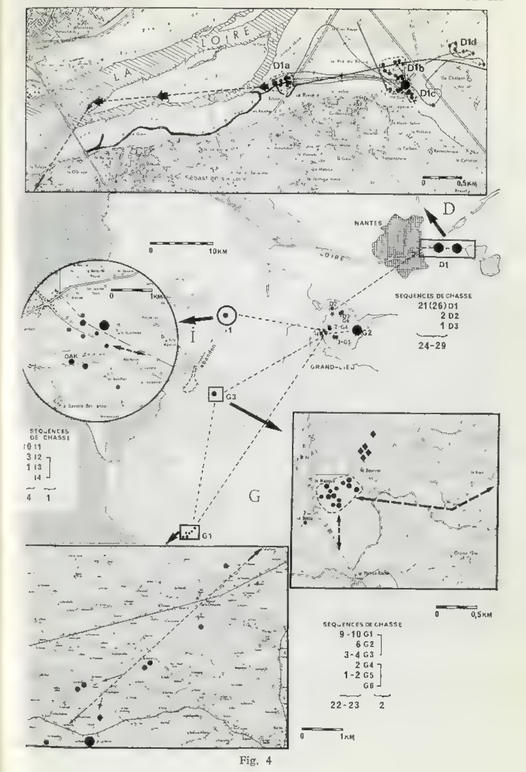

LA LOIRE
D1a
D1b
D1c
D1d
0 0,5KM
D
NANTES
D1
0 10KM
LOIRE
0 1KM
OAK
I
SEQUENCES DE CHASSE
21(26) D1
2 D2
1 D3
24-29
D2
D3
G6
2-G4
G2
3-G5
GRAND-LIEU
G3
SEQUENCES DE CHASSE
G
G1
0 0,5KM
SEQUENCES DE CHASSE
9-10 G1
6 G2
3-4 G3
2 G4
1-2 G5
G6
22-23
2
0 1KM

Fig. 4



Fig. 5 – Zones alimentaires du héron [illegible] A : axes des vols, emplacement du nid [illegible] et répartition des séquences de chasse en fonction des zones alimentaires A1 à A7 (cf. légende fig 3).

4) L'OISEAU I (fig. 4)

Cet oiseau apparaît très perturbé pendant les 6 premiers jours, où il s'alimente sur le lac, puis il rejoint directement un site situé à 14,3 km du nid, qu'il fréquente ensuite régulièrement pendant 16 jours. Il abandonne alors brusquement sa nichée, un mois avant la fin de l'élevage (elle sera menée à terme par le conjoint), et demeure sur I1 pendant deux jours supplémentaires, puis rejoint les marais de Bourgneuf (zone alimentaire riche) où il s'établit dans un groupe de hérons grégaires estivants, avant achevé leur reproduction. Il reste sur cette zone pendant au moins 30 jours, où la perte de l'émetteur interrompt le suivi. Le site I1 est établi dans un bocage très fermé, comportant quelques maigres ruisseaux serpentant sous les broussailles, et des abreuvoirs à bestiaux de quelques m². Cet oiseau utilise 9 postes de guet, deux sur un ruisseau et 7 sur des abreuvoirs, auxquels il faut ajouter 3 postes au lac de nidification dont l'un situé sur l'axe de vol de I1. Le site bocage est souvent fréquenté par l'Homme ; l'oiseau a l'habitude, en raison de la faible visibilité due aux haies et aux berges encaissées des abreuvoirs, de se percher longuement et régulièrement au sommet d'un chêne élevé, d'où il guette les environs, attendant le départ d'éventuels agriculteurs pour se reposer dans les abreuvoirs. Malgré ce comportement très inhabituel chez cette espèce à cette saison, entraînant une perte de temps importante au détriment du temps de chasse, les conditions de sécurité sont limitées, l'oiseau ne pouvant éviter le risque de se faire surprendre dans les abreuvoirs. Ce milieu a limité nos observations visuelles de l'oiseau à quelques vols d'un poste à l'autre, représentant moins de 2 % d'écoute de l'émetteur. Nous n'avons de ce fait pu observer qu'un seul comportement territorial. Cependant, I semble avoir partagé son domaine alimentaire avec un autre adulte ; une semaine avant l'abandon de sa nichée, nous l'observons dans un abreuvoir en compagnie de cet oiseau ; puis la veille et le jour de l'abandon, nous les apercevons à trois reprises ensemble, en vol d'un poste à l'autre puis sur le chêne de guet et dans l'abreuvoir précédent. Le comportement de surveillance du haut chêne oblige I à une grande mobilité : seules 3 des 10 séquences observées n'ont pas de changement de postes, et 3 autres utilisent même 5 postes différents, occasionnant 7 changements de postes successifs pour deux d'entre elles et 12 changements pour la dernière séquence précédant immédiatement l'abandon du territoire. La faible qualité de celui-ci, représentant un biotope que l'on croyait inutilisé par l'espèce, est attestée par : *a*) l'instabilité de l'oiseau, changeant nettement plus de postes par séquence que les autres hérons étudiés ; *b*) le temps passé en observation du danger du haut d'un arbre, la tolérance d'un congénère représentant peut-être une aide dans cette surveillance ; *c*) la pauvreté alimentaire : pas de poissons dans les abreuvoirs ; *d*) l'estivage sur un autre site, cette fois classiquement utilisé par les reproducteurs de Grand-Lieu. Cette faible valeur semble avoir favorisé son abandon et celui de la nichée, parallèlement à la gêne entraînée par l'émetteur.

5) OISEAUX G (fig. 4) ET A (fig. 5)

G reste chasser sur le lac pendant 8 jours, sur 3 postes (G4, G5, G6) situés dans un rayon de 0,7 à 3,5 km du nid, puis les abandonne pour rejoindre deux sites dans les polders, l'un à 18,5 km (G3), l'autre à 37 km (G1). A partir du 14ᵉ jour, il utilise en plus un troisième site (G2), situé sur le lac de nidification à 6 km du nid, sur le port des pêcheurs professionnels, mais uniquement la nuit, dès que la présence humaine cesse. Ce site est utilisé grégairement par de nombreux hérons (5 à 8 en permanence), qui se disputent les poissons morts jetés à l'eau en soirée par les pêcheurs. A partir du 14ᵉ jour, le comportement de l'oiseau G apparaît très régulier : il rejoint le site G2 avant la tombée de la nuit, puis y demeure en général toute la nuit et retourne nourrir sa nichée à l'aube, à l'arrivée des pêcheurs. Après un toilettage plus ou moins long sur ou près du nid, il se rend alors sur l'un des sites G1 ou G3, puis revient

au nid en cours d'après-midi ou en soirée. Nos observations cessent le 24e jour avec la chute de l'émetteur. Cet oiseau n'utilise qu'un site par séquence (22 ou 23 cas), exceptionnellement deux (2 cas). Le site le plus éloigné est le plus utilisé (G1 : 9 ou 10 séquences complètes et 1 partielle), puis la zone communautaire G2 (6 séquences complètes) et G3 (3 ou 4 complètes et 1 partielle). Celle-ci compte 4 principaux poste de guet et G1 six. Nous n'observons pas de comportements territoriaux chez cet oiseau. Néanmoins, en dehors du site communautaire G2, les rencontres avec d'autres hérons restent exceptionnelles (5 cas en 16 jours). Par contre, certaines zones situées autour de G1 et G3 constituent des territoires réellement défendus par d'autres hérons. L'oiseau G se fait violemment chasser de l'une d'entre elles, et tolérer à deux reprises dans une autre, le propriétaire étant occupé à chasser continuellement un autre intrus.

L'oiseau A montre un comportement perturbé pendant 5 jours suivant sa capture (alimentation près de la colonie) puis, lors des 10 jours suivants, il fréquente 7 sites d'alimentation lors de 8 séquences suivies : le lac de nidification (A7 et A6 : 1 et 3 km du nid), et 5 sites situés dans des polders sillonnés de canaux et dépourvus d'arbres : A4 et A5, éloignés de 17,5 km du nid et distants l'un de l'autre de 2 km, A3 à 22 km, A2 à 25 km et A1 à 37 km, sur lequel l'oiseau s'établit définitivement après l'abandon de sa nichée 16 jours après sa capture, et 5 semaines avant l'émancipation de celle-ci (menée à terme par le conjoint). Sur les 8 séquences observées, 3 sont entièrement consacrées à un seul site à chaque fois, 2 à deux sites fréquentés successivement, 1 à trois sites et 2 à quatre sites. A1 et A3 sont les plus utilisés. Nous n'observons pas de comportement territoriaux chez cet oiseau. Les sites exploités sont utilisés par quelques autres hérons et la distance inter-individuelle est souvent réduite (à 4 reprises, un ou deux individus éloignés de 20 à 100 m seulement). Nous n'observons que 2 poursuites en vol, l'un des oiseaux expulsant l'autre, le poursuivi étant l'oiseau A dans au moins l'un des cas. Cependant cet oiseau, visiblement perturbé par le port de l'émetteur, a peut-être perdu son rang hiérarchique.

B. — Comportement des oiseaux après l'abandon normal ou anticipé du nid

Tous les travaux publiés sur cette espèce (cf. synthèse dans Cramp et Simmons 1977, Géroudet 1978) affirment que le Héron cendré abandonne sa nichée et la colonie dès l'envol de ses jeunes du nid, pour entamer selon les individus une période d'erratisme et/ou une véritable migration. L'abandon des zones alimentaires de la colonie devrait donc être immédiat. Le suivi des oiseaux équipés permet de préciser le déroulement de cette période transitoire.

6 oiseaux ont pu être suivis après l'abandon de leur nid. Dans deux cas seulement, cet abandon est survenu d'une manière normale du fait de l'envol de la nichée (oiseaux D et H) ; dans les autres cas, l'abandon anticipé semble dû au stress provoqué par le port de l'émetteur. Nous ignorons si ces derniers abandons altèrent ou non le comportement erratique des oiseaux. Chez les six oiseaux, trois cas se présentent. Les deux premiers sont illustrés par les 4 oiseaux dont les zones de chasse antérieures à l'abandon ont pu être déterminées :

a) l'oiseau A reste au moins 53 jours sur l'une de ces zones, à 37 km du nid, en compagnie de 6 autres adultes et de 4 juvéniles, à partir du 25 juin ; l'oiseau D reste au moins 11 jours (dernière observation le 30 août) sur son territoire alimentaire unique, après l'émancipation de sa nichée (aucun autre héron n'est vu en sa compagnie pendant cette

période) ; de même, l'oiseau H reste au moins 23 jours (dernière observation le 4 août) sur son territoire unique à 23,7 km du nid, après émancipation de sa nichée, mais cette fois une partie de ce territoire devient communautaire, tandis que H annexe une portion du territoire voisin, les zones non communautaires sont farouchement défendues ;

b) le second cas est illustré par l'oiseau I, qui abandonne son site alimentaire et sa nichée pour s'installer le 16 juillet sur une nouvelle zone, utilisée communautairement pendant au moins 30 jours avec 20 à 25 autres hérons ;

c) le troisième cas est illustré par deux autres oiseaux, non décrits précédemment car ayant abandonné leur nid aussitôt après leur capture ; ils demeurent également un temps prolongé sur une zone communautaire : l'oiseau M reste au moins 20 jours en compagnie de 8 autres adultes sur une zone située à 18 km du nid, rejointe directement (vol rectiligne) lors de l'abandon du nid 2 jours après la capture le 8 juillet 1978, l'oiseau J après être resté dans ou près de la colonie pendant 6 jours après sa capture, quitte la colonie en prenant aussitôt un axe de vol parfaitement rectiligne, survolant des zones sans valeur trophique pour atterrir 61 km plus loin dans les marais d'Olonne (Vendée), où il reste au moins 14 jours en compagnie de 64 hérons (abandon le 27 juin 1978) ; nous ignorons si les zones rejointes par J et M étaient utilisées avant la capture.

Il n'a pas été possible de retrouver après l'abandon de leur nid les autres herons équipes, malgre la vérification de tous les marais dans un rayon de 100 km autour de la colonie. Cependant, l'oiseau G'I, équipé en 1977 et ayant aussitôt abandonné sa nichée, fut contrôle 33 jours plus tard à 430 km au NNE (baie de Somme), puis fut retrouvé mort à 30 km de la colonie le 24 avril suivant (MARION 1979 *b*).

C — Synthèse des comportements observés chez les Hérons cendrés équipés et comparaisons avec des oiseaux non équipés

1. — RÉSULTATS OBTENUS PAR LE RADIO-TRACKING

L'hypothèse selon laquelle chaque membre d'une colonie peut parcourir l'ensemble du domaine alimentaire de cette colonie (cf. Discussion) ne se vérifie pas chez le Héron cendré. Au contraire, chaque reproducteur possède une aire alimentaire bien délimitée, ne représentant que 20,4 ha en moyenne pour ceux n'utilisant qu'un site, soit 0,03 % des marais prospectés par la colonie étudiée dans un rayon de 40 km. Sauf exception (ex. : oiseau I) ces sites sont utilisés par un seul individu (90 % des observations). Les deux conjoints du couple possèdent par conséquent chacun leur propre aire individuelle.

a - Fidélité à l'aire alimentaire individuelle

Il paraît pratiquement certain que chaque oiseau conserve la même aire alimentaire individuelle pendant toute la durée de reproduction : globalement, les 286 jours de suivi cumulés des 9 hérons radio-équipés montrent pendant l'élevage des nichées une fidélité atteignant 99,3 % des séquences de chasse, à partir de la fin de la période de stress suivant

immédiatement la capture des oiseaux (tabl. II). Cette fidélité semble se prolonger, au moins chez certains individus, pendant quelques semaines après l'abandon normal ou accidentel du nid, avant le départ probable en erratisme ou en migration.

TABLEAU II. — Fidélité de chaque oiseau équipé à sa ou ses zones alimentaires (d'une sequence de chasse à l'autre et sur toute la période de suivi) et à l'axe de vol colonie-zones alimentaires à l'aller et au retour

OISEAUX	A		B		C		D		E		F		G		H		I		TOTAL		
[illegible]	P	N	P	N	P	N	P	N	P	N	P		P						P	N	
fidélité à une même zone alimentaire d'une séquence à l'autre	5,5	[illegible],5	9	0	13,5	0,5	22,5	0,5	38,5	9,5	47,5	10,5	4	14	17	1	7	5	64,5 26,5%	42,5 20,[illegible]%	20
fidélité à l'aire alimentaire sur toute la période	8	0	[illegible]0	0	15	0	23,5	0,5	50	0	59	0	20	0	18	1	13	0	2 6,5 99,3%	,5 0,7%	2[illegible]
fidélité au trajet nid-zones alimentaires	5	0	6	0	8	0	8	0	15	0	27	0	14	2	6	0	4	0	93	2	9
fidélité au trajet zones alimentaires-nid	1	0	1	0	[illegible]0	0	5	0	0	0	1	0	11	2	1	1	1	0	[illegible] 96,1%	3 5 3,9%	[illegible]

b - Structure des aires alimentaires Individuelles

Chaque aire individuelle est constituée d'une ou de plusieurs *zones de chasse*, elles-mêmes constituées de plusieurs *postes de guet*

— Les *postes de guet* sont des sites très restreints (quelques m² ou dizaines de m²), assidûment fréquentés par l'oiseau chassant ses proies (3) et choisis à la fois en fonction des conditions de capture des proies et de la tranquillité face à l'Homme. Leur nombre et leur superficie dépendent de la configuration du milieu aquatique dans la zone de chasse et du degré de continuité des berges exploitables à pied : dans le cas de l'oiseau H (marais), tous les fossés sont inter-reliés, d'où l'absence de postes bien délimités ; inversement, l'oiseau I (bocage) a autant de postes que d'abreuvoirs ou de portions exploitables de ruisseaux Le nombre de postes dépend aussi de la mobilité de l'oiseau l'oiseau G en a 14

— La *zone de chasse* regroupe les postes de guet les plus proches les uns des autres (quelques dizaines à quelques centaines de mètres) et reliés à la colonie par un même axe de vol. Nous considérons ici que deux groupes de postes de guet constituent deux zones de chasse distinctes lorsque leur éloignement dépasse 3 km ou s'ils impliquent un axe de vol différent à partir de la colonie.

Dans la majorité des cas, chaque héron ne fréquente qu'une seule zone de chasse (oiseaux B, C, D, H et I), plus rarement 2 (F) ou 3 (E et G) (fig. 2). L'oiseau A constitue une exception (5 zones), très vraisemblablement imputable à son comportement perturbé dû au port de l'émetteur. Notons aussi que la délimitation en plusieurs zones des postes de guet fréquentés par E et F s'appuie uniquement sur les directions de vols à partir du nid, ces oiseaux ne s'étant jamais éloignés à plus de 4 km de leur nid , ces postes, très rapprochés, seraient confon-

(3) Dans le cas de la colonie étudiée , 89 % de poissons dont 47 % d'*Anguilla vulgaris*, 7 % de micromammifères, 3 % de crevettes et autres invertébrés, 1 % de grenouilles, 0,2 % d'oiseaux et 0,1 % de reptiles (MARION 1976 et en prép)

dus en une seule zone de chasse s'ils étaient situés à plus de 14 km de la colonie, comme chez les autres oiseaux équipés (fig. 3 et 4).

La localisation de ces zones de chasse varie fortement selon les oiseaux, et représente une composante majeure des stratégies individuelles d'exploitation du milieu. La majorité des oiseaux équipés (7/9) vont se nourrir au-delà de la barrière de 10-15 km de bocage ceinturant le lac de nidification, s'éloignant selon les oiseaux de 14,3 à 37,5 km de leur nid (peut-être même 61 km pour M ?). Seuls E et F s'alimentent sur le lac de nidification. Au-delà de la barrière de bocage, les oiseaux qui vont le plus loin (37 km) possèdent plusieurs zones de chasse (A et G), alors que ceux qui n'en possèdent qu'une se cantonnent dans un rayon moyen autour de la colonie (I = 14 km ; B, C, D = 21 km ; H = 24 km). Cependant, chaque oiseau possédant une zone de chasse au-delà de la barrière semble avoir la possibilité de se nourrir très épisodiquement dans l'environnement immédiat de la colonie, sur l'axe de vol reliant le nid à la zone habituelle de chasse. Cette fréquentation semble se produire dans deux cas : *a*) en phase finale de période de garde du nid, l'oiseau « de garde » pouvant en cas de forte chaleur quitter momentanément le nid pour aller chasser à quelques centaines de mètres (cas de I par ex.) ; *b*) en cas de fort vent de face ; mais si l'oiseau parvient à franchir cette limite, il semble alors rejoindre obligatoirement sa zone habituelle de chasse, quitte à s'arrêter plusieurs fois en cours de route (3 cas pour G, 1 pour H). Ces haltes peuvent aussi se produire lors du retour à la colonie (1 cas pour G). Ce comportement peut compliquer la délimitation des véritables zones de chasse lorsque le suivi n'est pas suffisamment long, et semble d'autre part expliquer le nombre de zones anormalement élevé fréquentées par l'oiseau A.

c - La stratégie territoriale et la stratégie non territoriale

c.1. — *Définition adoptée.*

Face aux multiples définitions existant sur la territorialité, et la confusion actuelle concernant les Ardéidés (cf. *infra*), il semble utile de préciser ce terme dans le cas du Héron cendré. Selon SCHOENER (1968), il existe deux principales définitions du territoire : la première le définit comme « *n'importe quelle surface défendue* » (NOBLE 1939) par un « *phénomène comportemental* » (MAYR 1935, TINBERGEN 1939, 1957). La seconde le décrit comme une « *surface exclusive* », car « l'importance fondamentale du territoire ne réside pas dans le mécanisme (défense ou autre) par lequel le territoire s'identifie à ses habitants, mais par le degré avec lequel il est en fait utilisé exclusivement par ses occupants » (PITELKA 1959). La seconde définition, donnant priorité aux effets, est préférable à la première qui donne priorité aux moyens, car l'intensité de défense décroît avec le temps et sa mesure est généralement problématique : dans le cas des hérons, les individus arrivant par exemple sur un site peuvent spontanément éviter l'occupant dès qu'ils l'aperçoivent, « sachant » qu'ils vont entraîner une réaction probable de sa part : ils devancent ainsi le mécanisme ultime qui ne devient alors qu'un acte exceptionnel mais qui est à l'origine de l'évitement (cf. TINBERGEN 1957). D'autre part, la définition de NOBLE, bien qu'encore largement utilisée (cf. WOOLFENDEN *et al.* 1976, PATTERSON 1980), est très arbitraire et imprécise car la signification de *ce qui est défendu* n'est pas donnée (cf. BROWN et ORIANS 1970), d'où une confusion constante avec la distance interindividuelle

(ex. : Meyerriecks 1960 *a*, Mock 1978 *a*, Kushlan 1978). Nous suivrons donc Brown et Orians (1970) qui rappellent que 3 conditions doivent obligatoirement et simultanément être réunies pour démontrer l'existence d'un territoire : *a*) *une aire fixe*, qui peut changer *lentement* au cours du temps ; *b*) une action de *défense territoriale* (active ou passive) par le possesseur, impliquant la fuite ou l'évitement par les intrus ; *c*) une *aire exclusive* par rapport aux rivaux. Le mot territoire implique donc l'effet de mosaïque (Brown 1969), même s'il y a parfois recouvrement temporel. Pour des raisons de commodité, nous ne parlerons dans ce travail que du territoire alimentaire et non du territoire sexuel (nid dans la colonie), dont l'existence ne fait pas de doute.

c.2. — *Le cas des oiseaux radio-équipés.*

L'existence d'une défense territoriale correspondant aux trois critères cités précédemment se vérifie chez les oiseaux radio-équipés D et H, hormis le cas particulier de I, mais cette territorialité est difficile à mettre en évidence et nous pensons que les oiseaux B, C, E et F sont également territoriaux, en raison des similitudes présentées par ces six oiseaux dans l'utilisation de leur aire d'alimentation.

D'une manière générale, le propriétaire du site peut être très agressif envers ses congénères sur certains postes de guet, tolérant sur d'autres : pendant toute la durée d'observation de D et de H, nous constatons à 13 reprises la fuite immédiate des congénères pénétrant sur les sites occupés par ces oiseaux (tabl. III), dans 11 de ces cas, la fuite est provoquée par l'attaque et la poursuite jusqu'en limite du

TABLEAU III. — Comportements épidéictiques observés chez les hérons radio-équipés, visuellement observables.

	A	B	C	D	G	H	I	TOTAL	%
violente poursuite de l'intrus	[illegible]	0	0	1	0	10	[illegible]	[illegible]	30,0
simple fuite de l'intrus à la vue du héron territorial	0	0	0	0	0	2	0	2	5,0
tolérance involontaire de l'intrus, non visible par le héron territorial	0	0	0	0	1	2	0	3	7,5
tolérance volontaire de l'intrus, visible par le héron territorial	4	0	0	2	4	2	4	16	40,0
le héron radio-équipé se fait poursuivre (°)= sur territoire voisin	[illegible]	0	2°	0	1°	1°	0	5 (6)	2,5
le héron radio-équipé fuit sans poursuite	0	0	0	0	1	0	0	1	2,5
le héron radio-équipé est toléré sur un autre territoire	0	0	0	0	1	0	0	1	2,5

territoire par l'occupant légitime, et dans deux cas les intrus fuient dès la vue de l'occupant. Inversement, d'autres oiseaux sont dans le même temps momentanément tolérés à 6 reprises sur les mêmes zones,

pendant quelques minutes à quelques heures. Cependant, dans deux de ces cas, cette tolérance est involontaire, la végétation masquant la présence de l'intrus.

Ces comportements agressifs sont liés à une aire précise. Dès ses limites franchies, l'oiseau n'agresse plus ses congénères ; s'il pénètre lui-même sur une zone voisine occupée territorialement par un autre héron, il peut à son tour s'en faire violemment chasser, à moins qu'il n'anticipe cette attaque dès la vue de l'occupant ou que celui-ci le tolère momentanément (tabl. III).

c 3 — *Difficulté de mise en évidence de la territorialité chez les individus non radio-équipés.*

L'absence de donnée sur « l'identité » des hérons rencontrés sur les aires d'alimentation des hérons radio-équipés limite l'interprétation des relations observées. Déjà, l'observation de très nombreux conflits chez des oiseaux non équipés, que nous avions précédemment rapportée (MARION 1976, 1979 *b*) ne nous permettait de conclure qu'à un système territorial à mi-chemin entre l'agressivité garantissant le maintien d'une distance inter-individuelle minimale et celle assurant la possession d'un territoire permanent (MARION 1979 *b*). En effet, en raison du très grand étalement de la période de reproduction (7-8 mois), il est possible de trouver à tous moments sur les zones alimentaires les plus fréquentées toutes les catégories d'oiseaux : immatures, adultes reproducteurs, adultes non reproducteurs, adultes sur le point de nicher, adultes ayant achevé leur reproduction (nichée menée à terme ou abandonnée). Aucun critère ne permet de distinguer ces catégories, hormis immatures-adultes, mais certains oiseaux se reproduisent en plumage immature (MILSTEIN *et al.* 1970, PRESST et BELL 1973, MARION 1976, 1979 *b*, 1980 *b*). Les reproducteurs ne représentent mathématiquement qu'une minorité à certaines périodes, notamment à partir de juin. Or le comportement social varie fortement selon ces différentes catégories. D'autre part, le fait que le territoire soit individuel et non tenu par le couple, et qu'il soit géographiquement séparé du site de nidification, entraîne son occupation effective seulement pendant la moitié du temps durant l'incubation des œufs et la période de garde des jeunes (soit au total pendant les deux tiers de la reproduction). Cette faible présence doit en outre être partagée entre les différentes zones et les différents postes de guet. La disponibilité temporaire importante de tout ou partie du territoire qui en résulte peut être utilisée par les oiseaux non reproducteurs et non territoriaux pour s'y nourrir. D'où l'impression pour l'observateur que les lieux ne sont pas ou peu appropriés. Cette situation ne remet pas en cause le système territorial des hérons dans la mesure où seul le propriétaire est dominant : son comportement agressif suffit à éloigner dès son retour tous les occupants illégitimes. Il n'est d'ailleurs pas exclu que parmi ces derniers puissent figurer des oiseaux territoriaux pénétrant occasionnellement sur certains postes des territoires voisins, en l'absence de leur propriétaire parti rejoindre la colonie ou un autre poste de guet (cf. cas des oiseaux C et H par ex.). Ce comportement ne semble cependant pas devoir être interprété comme un chevauchement de territoires, les intrus ne défendant pas ces parcelles temporairement usurpées. La question reste néanmoins de savoir si le propriétaire légitime use réellement de son pouvoir d'agression, et jusqu'à quel degré sa présence effective suffit à

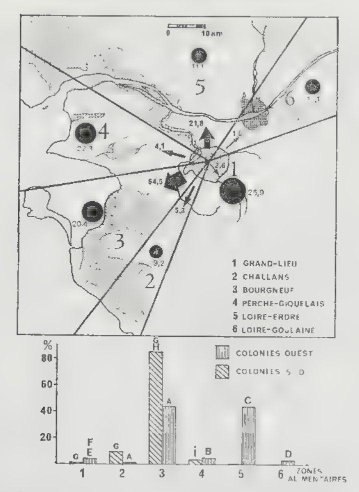


Fig 6 — Comparaison entre les sites alimentaires utilisés par les 9 oiseaux radio-équipés et ceux utilisés par l'ensemble des Hérons cendrés nichant à Grand-Lieu (1 600 à 2 600 individus).

Haut : flèches et % gras = proportions de hérons allant vers les 6 principales directions, pour l'ensemble des colonies N = 31 665 hérons comptés sur l'ensemble des saisons de reproduction (mars à juillet) 1976, 1977 et 1978 (faible variabilité annuelle). D'après MARION 1979 *b*. Cercles pleins et % fins = proportion des hérons radio-équipés s'alimentant dans chaque direction.

Bas : comparaison des fréquentations moyennes des 6 directions selon la position géographique des colonies sur Grand-Lieu (12 862 hérons comptés pour les colonies ouest, 18 803 pour les colonies sud, cf. fig. 13). Les lettres situent chacun des hérons radio-équipés pour chaque colonie et chaque direction alimentaire.

L'échantillonnage des 9 hérons radio-équipés couvre l'éventail complet des aires alimentaires des colonies de Grand-Lieu mais leur répartition proportionnelle n'est pas représentative de l'ensemble des nicheurs : les zones marginales (n°ˢ 1, 2, 4 et 6) sont sur-représentées (68,5 % contre 13,6 % pour l'ensemble des colonies), en raison de la saturation des autres sites alimentaires par les hérons arrivés plus tôt dans les colonies de reproduction (cf. texte).

dissuader l'installation territoriale de congenères. Ce point peut-il expliquer que les cas de défense territoriale n'aient été observés que chez deux des oiseaux radio-équipés ? Probablement dans une certaine mesure. D'une part, les relations sociales des hérons sont en général fortement ritualisées et les esquives, difficilement décelables par l'observateur, ont certainement été sous-estimées. Notre connaissance des mécanismes de maintien de l'intégrité des territoires reste sans doute très partielle et nécessite de considérer plutôt le degré réel d'occupation exclusive (cf. définition de PITELKA, *supra*), par rapport aux autres individus territoriaux. D'autre part, ces observations effectuées sur 9 oiseaux ne peuvent représenter la diversité des situations réelles des 2 000 oiseaux reproducteurs de cette colonie. En particulier, le hasard des captures a fait que ces oiseaux utilisent dans l'ensemble (B, C, D, E, F, I) des zones relativement peu fréquentées par l'ensemble des reproducteurs de la colonie (MARION 1979 *b* et fig. 6). La densité des hérons non reproducteurs y est très faible, tout comme leur survol par des reproducteurs se rendant sur des territoires voisins, d'où une probabilité d'autant plus faible de conflits. Seuls les oiseaux A, G et H utilisent les zones alimentaires les plus densément fréquentées (4).

c.4. — *Données complémentaires sur la défense territoriale.*

Les remarques précédentes sont illustrées par les comportements territoriaux d'oiseaux non équipés d'émetteurs, observés sur trois territoires contigus établis sur une prairie marécageuse en bordure du lac de nidification, sur l'un des axes principaux d'envol des oiseaux de cette colonie, c'est-à-dire dans une situation de probabilité maximale de conflits. En raison de l'étroitesse du milieu favorable, ces territoires (cf. fig. 13) sont alignés sur cette bordure, aucun autre territoire ne les bordant côté lac (roselière) ou côté terre (vignes). L'oiseau du territoire central, facilement identifiable par son profil de tête particulier, est nommé X, l'oiseau de droite Y et celui de gauche Z (fig. 7). La période d'observation débute le 8.5.1982 pour s'achever le 19.6.82. L'oiseau X est déjà présent lors du début de ces observations. Il disparaît le 36ᵉ jour. Sur cette période, nos contrôles durent 110 h réparties sur 27 jours (10 mn à 13 h 17 mn/j). La présence de X est constatée lors de 19 jours (35 h), celle de Y lors de 4 jours (7 h 43 mn), celle de Z un jour seulement (2,5 mn). Nos observations, uniquement visuelles, sont limitées aux parties dégagées de ces territoires (prairie). Par conséquent, nous ne pouvons pas assimiler l'absence de contrôle à une absence réelle de ces oiseaux, bien qu'elle soit probable dans la plupart des cas pour X et Y. Le territoire X ne comprend semble-t-il qu'une petite partie de roselière où l'oiseau est invisible. Par contre la partie visible des territoires Y et Z n'en représente qu'une faible partie, surtout pour Z.

Les figure 8 à 10 récapitulent le scénario des cas de défense territoriale manifestés par X, Y et Z à l'encontre d'oiseaux étrangers, et les interactions entre ces trois oiseaux territoriaux. Nous observons les points suivants :

— 26 cas de défense territoriale (+ 1 fuite anticipée) sont observés au total pendant 6 612 mn d'observation, soit en moyenne 1 attaque toutes les

(4) Le territoire de C, bien que classé dans la zone 5 comprenant l'Erdre, se situe en fait dans une partie peu fréquentée, à la limite de la zone 6.

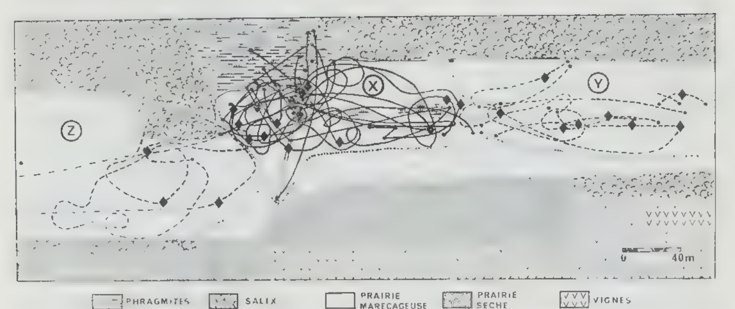


Fig. 7. — Récapitulation des conflits territoriaux (losanges) et des déplacements effectués par les trois hérons territoriaux X, Y et Z en bordure du lac de Grand-Lieu, lors de 110 heures d'observation réparties sur 27 jours. Les points noirs représentent les oiseaux posés. Tous les conflits concernent des hérons autres que X, Y et Z.

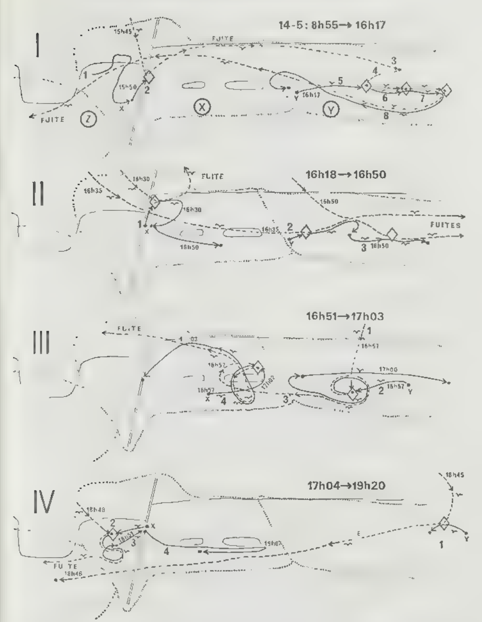


Fig 8. — Scénario des conflits territoriaux survenus lors d'intrusions de herons « étrangers » sur les territoires X et Y, de 8 h 55 à 19 h 20 le 14.5.82. Pointillés — limites des territoires, lignes pleines fléchees — deplacement des herons territoriaux, lignes tiretees fléchées deplacement des intrus; losanges bataille, point — oiseau posé L'oiseau stylisé en vol indique un deplacement en vol. Les herons territoriaux ne franchissent jamais les limites « imaginaires » des territoires, même en poursuivant les intrus (lire le scénario en suivant les chiffres et les heures).

12 h 43 mn d'observation par oiseau. Si l'on ne tient compte que de la durée de présence effective des oiseaux territoriaux (2 570 mn), cela fait 1 attaque

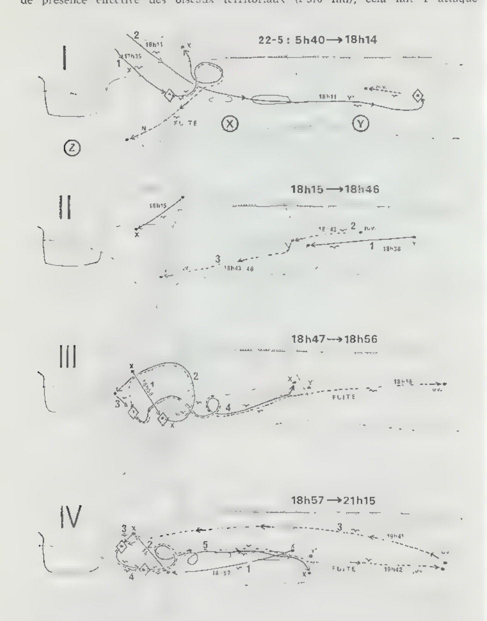


Fig 9 — Scénario des conflits territoriaux survenus lors d'intrusions de herons « étrangers » sur les territoires X et Y, de 5 h 40 à 21 h 15 le 22.5.82 (cf. légende de la fig. 8).

toutes les 99 mn. X a attaqué 15 fois (1/140 mn), Y 8 fois (1/58 mn), et Z 3 fois (en 2,5 mn) ;

— toutes ces attaques concernent des oiseaux étrangers aux territoires. Aucun conflit ou menace n'a lieu entre X, Y et Z ;

— lors des absences des propriétaires respectifs, leurs territoires sont fréquentés par des oiseaux étrangers à 24 reprises, mais pendant des durées brèves (3 à 52 mn, $x = 23,3$ mn $\pm 5,6$) ;

— X, Y et Z restent toujours à l'intérieur des limites de leurs territoires respectifs. Même au cours de violentes poursuites après des intrus, ils s'arrêtent net à cette limite, laissant fuir l'oiseau poursuivi. Les limites entre les trois

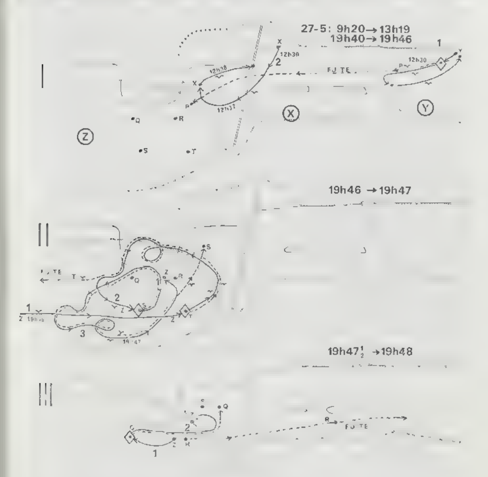


Fig 10 — Scenario des conflits territoriaux survenus lors d'intrusions de hérons « étrangers » sur les territoires X, Y et Z, de 9 h 20 à 13 h 19 et de 19 h 40 à 19 h 48 le 27.5.82 (cf. légende de la fig 8). En deux minutes, le héron territorial Z a chassé 4 intrus d'une zone qui pouvait passer pour une zone neutre à l'observateur se basant sur le nombre de hérons s'alimentant sans conflits sur ce site pendant plus de dix heures d'affilée

territoires passent au milieu des prairies et ne sont matérialisées par aucun obstacle naturel Elles constituent une frontière infranchissable, même en l'absence du voisin, et ne fluctuent pas au cours de la période d'observation ;

tout individu esquissant un atterrissage sur l'un des territoires, ou s'y posant, provoque la charge de l'occupant quelle que soit sa distance Par contre, tout individu (voisin territorial ou intrus) présent à quelques centimetres au delà de la limite ne provoque aucune réaction, les deux oiseaux s'ignorant parfois à un mètre l'un de l'autre de part et d'autre de la limite. L'attaque de l'intrus à l'intérieur de la limite est soit immédiate (avant sa pose dans 6 cas, dès la pose dans 4 cas), soit différée de 5 à 27 mn. Il y a deux cas de tolérance involontaire, dont l'une pendant 22 mn, le propriétaire n'ayant pas vu l'intrus ;

les intrusions ne sont pas temporellement réparties au hasard : les 29 intrusions en présence d'au moins l'un des trois oiseaux territoriaux sont concentrées sur 5 jours seulement. Ces intrus s'attirent mutuellement, provoquant la pose d'oiseaux survolant les territoires Au moins 8 de ces intrusions sur l'un des territoires sont provoquées par leur éviction préalable du territoire voisin ;

— la faible présence effective de Y, et surtout celle insignifiante de Z sur la portion de territoire contrôlable par l'observateur, n'entraînent pourtant pas l'appropriation territoriale de ces zones par d'autres oiseaux A une seule reprise un intrus (Y') agresse un immature en arrivant sur le territoire Y en l'absence de Y, mais il le tolère ensuite.

Ces différents points montrent que quelques attaques suffisent à dissuader l'appropriation d'un territoire par tout intrus pendant une longue période, même si sa fréquentation par les occupants illégitimes lors des absences du propriétaire est une règle habituelle. Ce point est remarquable si l'on considère que chez les espèces d'oiseaux territoriaux de type A (cf *infra*), comme les mésanges ou les corneilles, l'absence du propriétaire entraîne la perte définitive du territoire en quelques heures seulement (Krebs 1971, Charles 1972, Thompson 1977, Davies 1978, Patterson 1980) Les intrusions restent néanmoins peu nombreuses eu égard à la proximité (1 km) et la taille de la colonie (1 300 couples). Le très faible nombre d'intrusions constatées sur les territoires des oiseaux équipés, situés à 21 ou 36 km, paraît donc normal De plus, la configuration des trois territoires X, Y et Z (prairies rases) ne permet normalement pas aux intrus de passer inaperçus, ce qui n'est pas le cas des aires d'alimentation habituelles des oiseaux de cette colonie (fossés profonds, végétation élevée, topographie plus accidentée)

c 5. — *La stratégie casanière territoriale et la stratégie exploratoire opportuniste.*

A la lumière des données précédentes, reprenons le cas des oiseaux équipés d'emetteurs Seuls peuvent être pris en considération les oiseaux contrôlés visuellement et non perturbés, soit C, D, H et G. D et H montrèrent effectivement un comportement agressif dissuasif ; C n'eut aucune occasion de le manifester en raison de l'absence d'intrusion ; par contre G, bien que fréquentant le même type de milieu que H, ne montra aucun comportement agressif et fut même contrôlé trois fois sur des territoires voisins. Or il s'agit justement de l'oiseau possédant le plus grand nombre de zones et de postes de chasse, et fréquentant de surcroît une zone communautaire. Ces éléments nous autorisent à formuler l'hypothese de deux catégories d'oiseaux :

— les plus nombreux, *casaniers* seraient *territoriaux* et défendraient efficacement un nombre très limité de postes de guet, de valeur alimen-

taire vraisemblablement élevée, tout au long de la reproduction. Ils utiliseraient peu les zones communautaires ;

— les autres, *explorateurs opportunistes*, utiliseraient un nombre de postes trop élevé pour être efficacement défendus, et ne seraient alors plus territoriaux. Ils s'alimenteraient aussi bien sur ces postes que sur les zones communautaires, et n'hésiteraient pas à fréquenter les postes des territoires laissés momentanément vacants. Ils constitueraient une partie des « occupants illégitimes » évoqués précédemment.

Les deux stratégies entraînent des variations importantes de l'activité des oiseaux.

d. – Stratégies d'utilisation des aires alimentaires individuelles

d.1. — *Durée des séquences de chasse.*

Le rythme de nourrissage de la nichée est très faible (cf. *infra*). Chaque parent peut chasser aussi bien le jour que la nuit. Pendant la période de garde du nid, les séquences de chasse alternent avec la garde du nid, assurée à tour de rôle par les deux parents qui ont donc une activité inversée l'un par rapport à l'autre. Après cette période, chaque parent chasse (5) 24 h sur 24, ne revenant au nid que pour de très brefs nourrissages. La durée d'une séquence de chasse est très variable : 2 h 17 mn à 26 h 30 mn dans le cas des oiseaux équipés. L'impossibilité pour un seul observateur de suivre en continu la totalité des séquences implique la délimitation précise d'une partie seulement d'entre elles, et une délimitation partielle (minimale ou maximale) pour les autres. Nous avons donc distingué les « séquences complètes » et les « séquences incomplètes ». Excepté pour l'oiseau H, la différence entre les moyennes de ces deux catégories reste faible (cf. tabl. IV). La moyenne globale des 137 séquences complètement et incomplètement chronométrées est de 10 h 18 mn. Cette valeur est sensiblement supérieure (17 %) à celles de 57 séquences diurnes (8 h 47 mn) chronométrées sur des oiseaux non équipés d'émetteurs, appartenant à cette colonie (MARION 1979 *b*). Cette différence semble cependant essentiellement due à la sous-estimation des séquences observées

TABLEAU IV. — Durée moyenne des séquences de chasse individuelles : séquences observées complètement et séquences observées partiellement (dans ce cas, début ou fin de la séquence non déterminé).

OISEAUX		A	B	C	D	E	F	G	H	I	total
séquences complètes	N	4	—	5	6	6	6	8	2	2	39
	$\bar{x}$	15H36	–	9H19	7H05	11H45	14H07	14H15	5H46	1[illegible]H20	11H42mn
toutes séquences	N	[illegible]	8	[illegible]	18	16	26	22	[illegible]	14	137
	$\bar{x}$	15H36	9H46	8H26	8H[illegible]0	9H10	9H27	11H47	13H58	12H32	10H18mn

pendant la phase diurne sur ces oiseaux non équipés, plutôt qu'à une éventuelle perturbation des oiseaux équipés, hormis le cas des oiseaux perturbés A et I, inclus dans cette moyenne, qui ont effectivement montré

(5) Nous n'avons jamais decelé de phase de sommeil chez les oiseaux équipés ; il semble probable que le sommeil s'effectue par periodes très courtes (quelques minutes), passant inaperçues pour l'observateur. Cette espèce semble cependant dormir très peu en période de reproduction (cf. MARION 1979 *b*).

un rythme plus faible : en moyenne 0,75 et 0,82 séquences de chasse /24 h contre 1,32 en moyenne pour les 7 autres oiseaux (cf tabl. VII). Le très faible écart observé chez ces derniers (1,13 à 1,69 séquences/24 h, soit 33 %), malgré les situations individuelles très diverses quant aux nombre et à l'éloignement des zones fréquentées, montre que ces derniers facteurs n'agissent que très peu sur la durée des séquences de chasse : les oiseaux E et F, chassant près de leur nid, nourrissent par exemple leur nichée à un rythme comparable à celui des oiseaux allant chasser à 21 km L'hypothèse selon laquelle les oiseaux chassant le plus loin compenseraient la perte supplémentaire d'énergie par un rythme de nourrissage de la nichée plus lent, fournie par un modèle bioénergétique (MARION 1976), ne se vérifie donc pas au sein d'une même colonie Cependant, le nombre d'oiseaux équipés reste trop faible pour rejeter l'action éventuelle de ces facteurs en raison de la grande variabilité entre séquences.

d.2. — *Le choix du poste de guet selon les séquences de chasse*

Dans 69 % des 235 séquences de chasse observées chez les 9 oiseaux équipés, l'oiseau n'utilise qu'un poste de guet lors d'une séquence, et dans 22 % des cas deux postes de guet (tabl V). Il n'utilise donc qu'une faible partie de son aire alimentaire potentielle à chaque séquence. Cette fidélité à un poste peut chez certains oiseaux se prolonger sur plusieurs séquences et même plusieurs jours consécutifs. 85 % des observations de D ont été consacrées à 2 postes seulement (84 % pour F, 77 % pour H, 72 % pour E). Inversement, certains individus ont un comportement beaucoup plus mobile, qui se traduit dans le nombre de postes fréquentés : G et I ont utilisé respectivement 14 et 13 postes (2 à 5 fois plus que les

TABLEAU V — Stratégies individuelles d'utilisation des différents postes de guet lors de chaque séquence de chasse pendant l'élevage de la nichée, observées chez les 9 oiseaux équipés d'émetteurs.

OISEAUX		A	B	C	D	E	F	G	H	I	TOTAL
nombre de séquences suivies (élevage)		8	0	17	32	[illegible]	[illegible]	[illegible]	9	15	[illegible]
[illegible] postes [illegible] d[illegible]séquence	[illegible]	3	2	3	3	[illegible]	[illegible]	[illegible]	[illegible]	[illegible]	[illegible]
	[illegible]	2			8		[illegible]	2	[illegible]	[illegible]	[illegible]
	3	[illegible]	–	[illegible]	1			[illegible]	[illegible]		[illegible]
	[illegible]	[illegible]				[illegible]					[illegible]
		[illegible]						–		3	[illegible]
[illegible]	[illegible]	[illegible]				[illegible]	[illegible]	[illegible]	[illegible]	[illegible]	
[illegible]	[illegible]	[illegible]	[illegible]	[illegible]	[illegible]						[illegible]
[illegible]	[illegible]	–		1	[illegible]	5	[illegible]	[illegible]	[illegible]		
[illegible]s où [illegible] débute au point d'envol de la séquence précédente	oui	4	1	2	10	22	[illegible]	2	7	3	65 (62, [illegible]
	non	2	–	3	1	3	11	16	0	3	39 (37,5%,
	inconnu	1	9	11	22	25	35	7	11	7	128

précédents oiseaux). Les deux postes les plus fréquentés n'ont représenté pour eux que 32 et 34 % des observations. On retrouve cette différence de comportement dans l'analyse comparative des séquences consécutives dans 63 % des cas, l'oiseau débute sa séquence au point précis où il avait achevé sa séquence précédente. Là aussi de fortes différences individuelles existent .

G change pratiquement de poste de guet à chaque nouvelle séquence (16 cas sur 18), F et I une fois sur deux, D une fois sur dix (tabl. V).

Il existerait donc deux stratégies opposées d'utilisation de l'aire alimentaire individuelle, recouvrant au moins partiellement les deux stratégies territoriales et non territoriales : certains oiseaux privilégient l'exploitation maximale d'un ou de deux postes de guet (« *stratégie casanière* »), d'autres parcourent plusieurs postes de guet d'une manière plus superficielle (« *stratégie exploratoire opportuniste* »). Les premiers débutent le plus souvent leur séquence de chasse au point d'envol de la séquence précédente et changent éventuellement, mais peu souvent, de postes en cours de séquence : c'est le cas de D, E et H, dont 88 % des changements de postes ont lieu en cours de séquence. Les seconds changent ou non de postes dès le départ du nid, en prenant l'axe de vol correspondant, mais passent alors normalement toute la séquence sur le même poste. C'est le cas de G, où seulement 28 % des changements ont lieu en cours de séquence. D'autres oiseaux se situent à mi-chemin de ces deux extrêmes (ex. A, C, F, I), plaçant leurs changements de postes aussi bien en cours de séquence (57 %) qu'entre deux séquences (43 %, tabl. V).

L'analyse des taux de fréquentation des zones de chasse, regroupant les postes de guet les plus proches, montre des différences encore plus marquées (tabl. II) : les oiseaux A, B, C, D, E, F, H et I restent globalement fidèles à une même zone de chasse d'une séquence à l'autre (plus 85 % des cas), tandis que G montre la tendance inverse : fidélité limitée à 22 % des cas.

Les raisons de ces différences comportementales restent hypothétiques. Dans l'état actuel de nos connaissances, la présence d'un oiseau sur un poste ou une zone donnés ne peut pas être reliée à un éventuel cycle de présence des proies : les oiseaux fréquentent des milieux aquatiques fermés et stables, et ils utilisent les différents postes indépendamment de l'heure, sauf cas particuliers. L'utilisation par l'oiseau G de deux zones de milieux comparables, distantes de 22 km l'une de l'autre, ne peut être reliée à la qualité ou à la densité des proies : le rythme de capture et le type de proies y sont comparables (MARION en prép.). 4 exceptions cependant : la fréquentation par cet oiseau d'une zone communautaire sur le lieu de nidification est directement reliée aux heures de présence de poissons morts rejetés par les pêcheurs en soirée, et à l'absence de toute présence humaine sur ce site la nuit ; les oiseaux E et F semblent également avoir fréquenté deux autres lieux de décharge de poissons morts une fois de jour, mais beaucoup moins systématiquement que l'oiseau G ; l'utilisation prolongée de l'un des postes de guet de l'oiseau D est due à un débordement du fleuve sur des prairies lors d'une forte marée, rendant aisée la capture d'anguille ; enfin l'oiseau H s'approche des bâtiments de fermes uniquement la nuit.

La topographie (fossés encaissés, buttes) et la végétation ne permettaient de suivre visuellement les oiseaux équipés qu'une faible partie du temps de guet (cf. tabl. VI). Nous n'avons pu de ce fait vérifier les proies capturées par les oiseaux B, C, D, E, F et I [6]. Par contre, les oiseaux fréquentant les marais herbacés sillonnés de fossés et canaux remontaient sur les berges pour ingurgiter leurs proies (A, G, H). Sur les 9 fins de séquences où le comportement de l'adulte a pu être vérifié

(6) Les cas d'intrusion et de défenses territoriales impliquant nécessairement des déplacements en vol, ne pouvaient par contre échapper à l'observateur, sauf dans le cas de l'oiseau I (cf. *supra*).

TABLEAU VI — Difficulté d'observation de Hérons cendrés lors de leurs activités alimentaires, mesurée en % du temps de suivi par radio-tracking pendant lequel l'oiseau est réellement visible par l'observateur. La durée du chronométrage indique la durée du test et non celle du suivi total. Ce test n'a pas été effectué sur l'oiseau B, et les oiseaux E et F fréquentaient un milieu inaccessible à l'observateur.

OISEAUX	A	B	C	D	E	F	G	H	I	TOTAL
durée du chronométrage	53H32	–	16H14	30H08	–	–	32H58	30H27	49H24	212H23
% d'observation visuelle	12,64	–	2,67	10,29	–	–	19,32	10,86	1,74	x̄=7,19%

pendant au moins une demi-heure avant le départ vers le nid, 2 seulement ont directement suivi la capture d'une proie, et 7 sont intervenues brusquement, après une période de chasse sans succès. Ces premières données semblent indiquer que la capture d'une ultime proie, finissant de remplir l'estomac du parent, ne serait pas le facteur principal entraînant l'arrêt de la séquence de chasse, contrairement à ce que l'on pensait (OWEN 1955, MARION 1979 *b*). Le retour au nid obéirait sans doute plus à un rythme biologique de l'adulte.

e - Les trajets colonie-zones alimentaires

e.1. — *Fidélité à l'axe de vol.*

L'oiseau se déplace entre la colonie et ses zones de chasse en utilisant rigoureusement un même axe de vol, parfaitement rectiligne, et ne s'en écarte que de quelques dizaines ou centaines de mètres, aussi bien à l'aller (93 des 95 trajets suivis) qu'au retour (31 des 34 trajets : tabl. II). L'oiseau H a marqué une exception en dérivant de 1 km par vent de tempête de face, et l'oiseau G quatre exceptions, dues à sa stratégie particulière d'exploitation du milieu.

Les deux oiseaux possédant plus d'une zone de chasse hors de Grand-Lieu (A et G) utilisent 1 ou 2 axes de vol : dans le premier cas, les zones les plus éloignées sont rejointes à partir de la première zone, avec ou sans halte sur celle-ci, marquant ainsi un trajet courbe dérogeant à la règle de rectitude du trajet ; dans le second, l'oiseau rejoint directement la zone choisie. La figure 11 montre les différents cas observés chez G, lors de 13 séquences de chasse hors Grand-Lieu suivies par ordre chronologique. Le choix entre les deux zones alimentaires G1 et G3 s'effectue selon les voyages dès le départ du nid ou en cours de route. L'utilisation des deux sites lors d'une même séquence n'a lieu qu'une fois, lors de la première sortie du lac après la capture, mais au lieu de revenir directement au nid à partir de G1, l'oiseau refait curieusement le même trajet qu'à l'aller, malgré une halte de 10 mn seulement sur G3. Les 6 séquences suivantes sont effectuées sur C1 ; pour les trois premières, l'oiseau rejoint d'abord G3, tel un point balise, puis, parvenu au-dessus, bifurque sans même s'y poser et gagne la zone G 1 (trajet aller) ou le nid (trajet retour), en ligne droite. Ce n'est qu'à la 5ᵉ qu'il corrige sa trajectoire et utilise un axe de vol rectiligne entre le nid et G1, comportement qu'il conserve pour les deux séquences suivantes. A la 8ᵉ séquence, il choisit d'abord l'axe de vol de G1, puis change de direction après 9 km et rejoint G3, marquant une déviation de 1,5 km par rapport au trajet normal. Les 9,

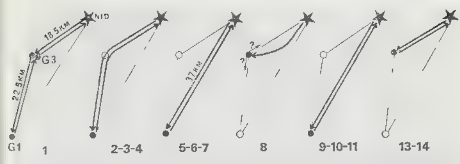


Fig. 11 — Trajets suivis en vol par le héron radio-équipé G pour rejoindre ses zones alimentaires G1 et G3 (cercles évidés). Les cercles pleins représentent la pose et l'alimentation de l'oiseau, pour chacune des 13 séquences de chasse observées à partir de la capture de l'oiseau (n° en bas de figure).

10 et 11e séquences sont de nouveau consacrées à G1, cette fois en trajet rectiligne, mais le retour de la 11e séquence se décale de 2 km vers le sud, d'où un trajet en courbe. Enfin, les deux dernières séquences observées ont lieu sur G 3, en vol direct dès le départ du nid. Ces variations peuvent être interprétées différemment : soit une inertie assez surprenante d'une séquence ou groupe de séquences à l'autre, ce qui entraînerait une perte apparemment inutile d'energie ; soit un recueil d'informations déterminant la poursuite du vol vers le site le plus éloigné, comme par exemple une vérification de la présence éventuelle d'un autre héron sur G3. Le changement survenu au cours de la 8e séquence est peut-être dû cependant à un fort vent défavorable de face, dont nous avons vu qu'il peut entraîner chez les oiseaux n'utilisant qu'une zone de chasse des haltes successives en cours de trajet.

La plupart des oiseaux arrivent à leur zone de chasse et en repartent en survolant le même point, puis bifurquent pour parcourir le reste du trajet. Dans le cas de l'oiseau D, ce « point balise » se situe à 2 km avant la limite du territoire (fig. 4), et ne marque aucun obstacle naturel.

e.2. — *Rythmes des trajets et distances totales parcourues.*

Les trajets entre la colonie et les zones de chasse, ou entre celles-ci, peuvent avoir lieu à n'importe quel moment de la journée ou de la nuit, quelle que soit la luminosité, mais avec une légère préférence pour le matin tandis que les voyages nocturnes restent largement minoritaires. Le nombre de voyages n'étant pas ou étant très peu lié à l'éloignement des zones alimentaires, celui-ci explique l'essentiel des écarts de distances parcourues quotidiennement selon les individus, variant de 4 km (E et F) à 69 km (G) en moyenne (tabl. VII). Les déplacements effectués en vol sur les zones de chasse elles-mêmes sont très inférieurs : 3 à 5 km/24 h en moyenne, avec une exception pour D (7 à 11 km). Cumulés sur l'ensemble de la reproduction (90 j), les deplacements en vol représentent une contrainte énergetique capitale pour la plupart des oiseaux (5 000 à 6 350 km), soit au moins 2 à 3 fois le kilométrage parcouru pendant tout le reste de l'année y compris la migration moyenne jusqu'en Espagne (MARION en prép.) les différences individuelles vont de 1 à 17, mais ne correspondent pas aux deux stratégies définies précédemment en dehors des

TABLEAU VII – Nombre de zones alimentaires individuelles, distance par rapport au nid, rythme quotidien des voyages alimentaires (séquences de chasse) et estimation des distances parcourues en vol pendant la saison de reproduction (90 j.) pour chacun des oiseaux étudiés.

OISEAUX		A	B	C	D	E	F	G	H	I	TOTAL
nombre de zones de chasse hors période de stress		(5)	1	1(+1)	1	1	2	1	1	1(+1)	x̄=2
éloignement du nid pour chaque zone de chasse individuelle (km)		3,0 17,5 22,0 } 20,9 25,0 37,0	21,0	21,0	21,0	1,2 3,0 } 2,7 4,0	1,2 2,0 } 1,6	6,0 18,2 } 20,3 37,0	23,7	14,3	x̄=15,5
nombre de voyages A-R suivis		6	9	16	22	44	59	20	3,5	,5	20 ,5
nombre de journées suivies		8	6	13	13	34	48	15	2	.4	16
nombre de voyages/24H		0,75	1,50	1,23	1,69	1,29	1,23	1,33	1, 1	0 82	x̄=1,25
déplacements/trajet		42,8	37,3	5 ,5	36,3	3,3	3,7	51,9	47,2	21,	x̄=37,9
déplacements en trajets/24H		32,1 km	56,0	63,4	61,3			69,0	51,3	17,8	x=40,2
déplacements en vol sur l'aire alimen./24H	garde	1,3 km	?	,6	6,7	4,2	4,5	2,7	3,0	3,0	x̄= 3,1
	ap.g.	2,1 km	?	2,7	11,2			?	5,0	5,0	x̄= 5,2
estimation de la distance parcourue en vol pendant toute la reproduction (km)		3000	+5000	5900	6300	380	400	+6350	5150	(1950)	x̄=+3800

oiseaux privilégiés E et F, et du cas particulier I, on observe une similitude étonnante des distances parcourues quotidiennement ; les oiseaux possédant plusieurs zones d'alimentation les utiliseraient donc de telle sorte que la moyenne parcourue n'excède pas celle des oiseaux n'utilisant qu'une seule zone, correspondant à un éloignement moyen de 20-24 km.

e.3. — *Vitesse, hauteur et durée des vols.*

Le tableau VIII récapitule les données recueillies lors des déplacements des oiseaux suivis en voiture par l'observateur, avec contrôle précis du départ et de l'arrivée des oiseaux, et éventuellement contrôles intermédiaires sur le trajet : distances, durées, hauteur approximative, vent.

Les chiffres obtenus sur la vitesse moyenne (40,6 km/h sur 1 076 km) et les extrêmes (19 à 82 km h), d'un grand intérêt pour les calculs de coûts énergétiques, confirment ceux que nous avions déjà obtenus (MARION 1976, 1979 *b*) par quatre approches différentes ($\bar{x}$ = 36 km/h, extrêmes 20 à 80 km/h), ainsi que les chiffres mentionnés par BROWN (1931, repris par MEINERTZAGEN 1955 : 45 km/h), HARRISSON (1931 : 38-40 km/h), LOWE (1954 : 45-50 km h) et CREUTZ (1981 : 45-55 km/h). Le radio-tracking apporte néanmoins d'intéressantes précisions sur la grande variabilité de cette vitesse, qui est fonction de celle du vent, mais aussi d'autres conditions atmosphériques et, d'une manière inattendue, des réactions de chaque individu : certains sont rapides (ex. : B, D, G : $\bar{x}$ = 42 à 50 km/h), d'autres lents (ex. : H, I : $\bar{x}$ = 35 à 38 km/h).

Il faut distinguer entre la vitesse de vol instantanée et la vitesse moyenne sur un parcours. Si l'oiseau vole d'une manière rectiligne, les deux valeurs peuvent se confondre, mais le plus souvent l'oiseau ralentit sa vitesse en louvoyant (cas de vent de face, obligeant l'oiseau à se rapprocher le plus près possible du sol à la recherche des remous favorables) ou en tournoyant lors de courants chauds ascendants : paradoxalement, les trajets les plus longs sont souvent ceux effectués par temps très chaud, l'oiseau passant parfois autant de temps à tournoyer pour atteindre une grande hauteur (au moins 800 m) qu'à effectuer le

TABLEAU VIII

HERONS	DATE	VOL (A-R)	DISTANCE (km)	DUREE (mn)	VITESSE (km/h)	VENT-T°	ALTITUDE (m)	MOYENNE et EXTREMES sur distance totale
A	[illegible]	A	[illegible]		[illegible]			
	20/6/78	A	13,5	31	26,1	fort, 3/4 de face		
	21/6/78	R	22,0	26	50,8	fort, de dos		
	[illegible]	R	[illegible]	[illegible]	[illegible]	fort, de dos		37,97 km/h (22 à 54 km/h) sur 121,5 km
	24/6/78	R	25,0	28	53,6	fort, de dos		
	25/6/78	A	[illegible]2,0 3,0 3,0 } [illegible]8,0	27	45,0 36,0 30,0 } 40,0	faible, de face		
	[illegible]	A	8,5	18	[illegible]	fort, de face		
B	8/6/81	A	21,0	25	50,4	?		
	8/6/8[illegible]	A	21,0	23	54,8	?		
	9/6/8[illegible]	A	21,0	22	57,3	faible, de dos		50,00 km/h (41 à 57 km/h) sur 105 km
	2[illegible]/6/81	A	21,0	25	50,4	moyen, de dos		
	22/6/8[illegible]	A	21,0	31	40,7	moyen, de dos		
C	3/6/8[illegible]	R	21,0	31	[illegible]	faible à nul		
	5/6/8[illegible]	R	21,0	31	40,[illegible]	moyen fort, de côté		
	7/6/81	A	21,0	25	[illegible]	?		
	[illegible]	[illegible]	[illegible]	[illegible]	79,[illegible]	?		
	[illegible]	R	[illegible]	[illegible]	[illegible]	moyen, de face		4[illegible],76 km/h (29 à 50 km/h) sur 141,3 km
	[illegible]	A	2[illegible],0	[illegible]	[illegible]	faible à nul		
	12/6/81	R	21,0	27	46,7	nul		
	12/6/81	A	premiers 9,0	17	31,8	nul		
D	[illegible]	A	[illegible]	3[illegible]	40,[illegible]	?		
	[illegible]	R	22,7	30	45,[illegible]	?		43,70 km/h (40 à 50 km/h) sur 87,4 km
	2/7/81	R	2[illegible],0	31	40,7	?		
	3/7/81	R	2[illegible],0	25	50,4	nul		
G	17/6/82	AG3	[illegible]	25,5	43,5			
	[illegible]	RG	[illegible]	4[illegible],5	53,9	fort, [illegible]		
	[illegible]	R	4[illegible],0	58,0	4[illegible]	nul, T° très elevée	très haut	
	20/6/82	AG1	40,0	70,0	34,3	nul, T° très elevée	tournoie	
	[illegible]	RG	[illegible]	5[illegible],0	48,0	fort, de dos	tournoie	
	[illegible]	AG	1[illegible] [illegible] } [illegible]	54+[illegible] } [illegible]	35,3 [illegible],5 } [illegible]			
	[illegible]	RG	24,0 12,3 } 36,3	36 9 } 45	40 82 } 48,4			42,38 km/h (26 à 82 km/h) sur 383,2 km sans les arrêts (40,[illegible]6 km/h avec)
	[illegible]82	AG3	[illegible] 0,3 1,7 } 18,7	26+ar.8 2+ar.3 4 } 32	38,5 9,0 25,5 } 35,1	très fort, de face		
	28/6/82	RG[illegible]	4,2 [illegible],7 8,0 } [illegible]	9,5 [illegible] 19,0 } 49,5	26,5 44,9 56,8 } 45,9	moyen-fort, de côté	300	
	[illegible]/6/82	R[illegible]	5,7	6	57,0	nul	30	
	[illegible]/6/82	AG	5,6 [illegible],8 3,2 ,2 ,0 } 33,8	32+ar 5 5 19 ? } 63,0	28,[illegible] 33,6 38,4 35,4 30,0 } 3[illegible],2	faible, de face " " " " " " "	20 20 20 20 20	
	1/7/82	AG3	18,0	25,0	43,2	nul-faible, de face		
	1/7/82	RG3	9,0 9,0 } 8,0	9 7 } 16,0	60,0 77,[illegible] } 67,5	nul-faible, de face		
H	[illegible]82	A	23,[illegible]	[illegible]6+ [illegible] 5+	3[illegible],9	?		
	27/5/82	R	23,7	31	45,9	?		
	28/5/82	R	23,7	53	26,8	nul	+800	
	[illegible]/5/82	R	3,0 2,7 0,9 2,7 1,8 2,0 6,4 ? } 1[illegible],5	[illegible]+arrêt [illegible] 6+arrêt 30 [illegible]+arrêt 8 8,5 4,5 5,5 16,5 3,0 } 38	30,0 27,0 [illegible]7,[illegible] 9[illegible] 24,0 21,8 23,3 ? } 2[illegible],4	tempête de face " " " " " " " " " " " "	3 1-2 1-2 3 30-60 30-60 30,60 1	34,70 km/h (19 à 49 km/h) sur 209,1 km
	30/5/82	A	23,7	29	49,0	très faible	?	
	30/5/82	R	23,7	42	33,9	faible, de dos	60	
	30/5/82	A	23,7	39	36,5	moyen, de face	300	
	[illegible]	A	23,7	[illegible]	33,[illegible]	[illegible], de face	100	
	[illegible]	A	23,7	[illegible]0	[illegible]7,4	rafales de face	+400	
	28/6/82	A	14,3	21,5	39,9	faible, de face T° très élevée		38,56 km/h sur 28,6 km
	2/7/82	R	14,3	23,0	37,3	faible, de dos T° très élevée		
TOTAL		48	1076,1 km	1590 mn (26H30)	40,61 km/h (19 à 82)			

reste du trajet. Il n'est pas certain que l'énergie ainsi dépensée soit inférieure à celle d'un trajet direct Le comportement de chaque individu n'apparaît pas être la seule résultante des conditions de l'environnement extérieur, mais semble aussi traduire un certain choix · pour un trajet donné et des conditions atmosphériques voisines, l'oiseau choisit, au départ ou en cours de route, d'aller plus ou moins vite, plus ou moins haut, plus ou moins droit, avec ou sans haltes. La durée d'un même trajet peut alors varier de 82 % à conditions atmosphériques égales, arrêts exclus, et du simple au quintuple avec ceux-ci. Les arrêts peuvent être dus à l'épuisement visible de l'oiseau par très fort vent de face (cf. H le 29.5 G le 26 6). Ils interviennent aussi par temps normal (cf. G les 22 et 29 6) Inversement, d'autres parcours par tempête de face ne sont pas interrompus.

La vitesse peut également fortement s'accélérer en cours de trajet, notamment au fur et à mesure que l'oiseau s'approche de son nid lors du voyage retour (fig. 12). La baisse d'altitude de l'oiseau n'intervient que peu de temps avant la colonie et n'explique pas ce gain de vitesse, qui n'a

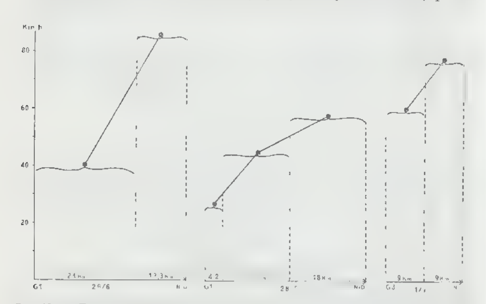


Fig 12 — Exemples d'augmentation de la vitesse de vol du heron radio-équipé G sur le trajet de retour au nid

pas été observé lors des trajets aller (ex . A le 25.6, G le 29.6). Les conditions atmosphériques ne permettent pas d'expliquer tous les cas observés de vitesse plus rapide au retour qu'à l'aller (ex.: G) ; des données complémentaires sont cependant nécessaires pour vérifier l'action possible du psychisme de l'oiseau (stimulus de nourrissage de la nichée) sur sa vitesse de vol.

Enfin, les variations individuelles de vitesse permettent à certains oiseaux de compenser totalement, en durée de vol, le handicap représenté par la distance supplémentaire parcourue pour se nourrir : G a volé seulement 8 heures de plus que H malgré 1 400 km de vols supplémentaires,

et B a mis un tiers de temps en moins pour parcourir sensiblement la même distance que ce dernier (tabl. IX). L'évaluation de la valeur de la zone alimentaire ne doit donc pas se limiter aux seuls aspects plus évidents de distance, de richesse alimentaire et de défense.

TABLEAU IX. — Distance, vitesse et durée totale des trajets estimée pour toute la période de reproduction des oiseaux radio-équipés.

Oiseaux	Trajets pour toute la période de reproduction (km)	Vitesse	Durée (h)
A	(2 900)	38,0	(76,3)
B	5 000	50,0	100,0
C	5 700	41,8	136,4
D	5 500	43,7	125,9
G	6 200	42,4	146,2
H	4 800	34,7	138,3
I	(1 650)	38,6	(41,5)

4 — Comparaison avec les données obtenues sans radio-tracking.

Ces données de radio-tracking complètent l'observation visuelle effectuée sur les zones d'alimentation et dans les colonies en 1976, 1977 et 1978 (Marion 1976, 1979 *b*). Nous avions déjà montré la rectitude des vols ce qui permettait de délimiter par la seule observation des directions d'envol à partir de la colonie le taux de fréquentation des principaux marais situés dans chacune des directions, pour l'ensemble de la colonie (fig. 6). Le radio-tracking montre que ces axes de vols restent identiques d'une séquence à l'autre, et lève la question du choix de l'axe de vol pour les individus utilisant plusieurs zones de chasse. La cartographie des vols pour l'ensemble de la colonie de Grand Lieu, effectuée sur trois saisons complètes de reproduction (1976, 1977 et 1978), avait par contre démontré l'existence de véritables couloirs communs de vols reliant chaque grand marais à la colonie, d'un nombre limité en raison de la répartition non uniforme des zones alimentaires autour de la colonie et de la concentration des oiseaux sur certains d'entre eux. Grand Lieu en compte six principaux, mais deux d'entre eux totalisent 86 % des vols pendant tout le cycle de reproduction, aucun des autres ne dépassant 5 %, les variations annuelles étant faibles (Marion 1979 *b*). Cette concentration sur certains axes, entraînant le vol en groupe (2 à 11 oiseaux) de 20 % des individus, pouvait laisser envisager un échange possible d'information par suivi mutuel des individus vers les meilleures zones trophiques. Le radio-tracking, en montrant que les oiseaux rejoignent sauf rares exceptions leurs propres aires alimentaires individuelles par le chemin le plus court, démontre le caractère fortuit que peut revêtir ce regroupement en vol (observé à quelques reprises chez H) dès lors que plusieurs oiseaux ont leur territoire dans la même direction. Il n'est cependant pas exclu, dans le cas des marais les plus fréquentés, que certains oiseaux renoncent à un axe de vol individuel le plus court pour utiliser un axe commun lors d'une partie du voyage, chaque individu obliquant alors à un point précis pour rejoindre sa zone individuelle, peu avant l'arrivée au-dessus des marais. Ceci expliquerait le point balise observé chez D, bien que cet oiseau ait toujours été vu voler seul. Ces résultats confirment les doutes que nous avions émis (Marion 1976, 1979 *b*) sur le biais de la démonstration de Krebs (1974), interprétant ce grégarisme de vol chez *Ardea herodias* comme preuve d'une communication alimentaire.

f - Les zones neutres

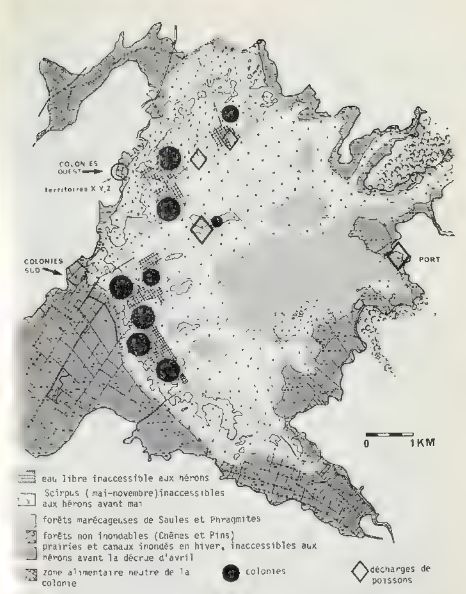
Certaines zones ne sont pas appropriées individuellement et représentent un élément important de l'utilisation du milieu alimentaire chez les hérons. On peut en distinguer cinq principales catégories : *a*) les zones de valeur trophique trop faibles ; les espaces laissés vacants entre les territoires individuels entrent dans cette catégorie ; *b*) les territoires individuels définitivement abandonnés ; *c*) les zones de valeur trophique suffisantes mais néanmoins défavorables car nécessitant un investissement de défense trop grand ; *d*) les zones trophiques riches mais spatio-temporellement trop aléatoires, ne permettant pas une occupation territoriale pendant toute la reproduction ; *e*) les zones anormalement riches, provoquant dès le début de l'installation de la colonie une fréquentation massive ne permettant pas leur appropriation par un seul individu. Le degré de fréquentation de ces différentes zones non territoriales est très variable. Seules les catégories *d* et *e* sont très fréquentées (zones véritablement « communautaires »). Le lac de Grand-Lieu montre la juxtaposition de la plupart de ces catégories et illustre les différents cas d'espacement chez les hérons. A priori, sa très forte biomasse en poissons (MARION et MARION 1976) et son avantage considérable en terme d'économie de déplacement (ex. : E et F) devraient se traduire par son utilisation massive par les hérons. Or ce n'est pas le cas : moins de 4 % des reproducteurs quittant la colonie se posent sur ce lac (MARION 1976, 1979 *b*) et le radio-tracking montre que plusieurs d'entre eux semblent n'accomplir là qu'une très faible partie de leurs séquences de chasse (cf. § I V.A). Le degré de fréquentation par les hérons permet de définir trois principaux milieux (fig. 13) :

— les forêts marécageuses occupées par les colonies, sillonnées de canaux et bordant l'eau libre du lac, incluant plusieurs bassins. Aucun héron adulte ne s'y alimente alors que certains individus, comme C, parcourent plus de 51 km à chaque voyage pour s'alimenter sur un milieu rigoureusement semblable, offrant même des qualités de tranquillité face à l'Homme et une valeur alimentaire semble-t-il bien inférieurs. La bordure de l'eau et les bassins sont par contre largement exploités mais uniquement par des oiseaux en groupes. Certains lieux servent de points de rassemblement d'adultes au début de leur cycle de reproduction, lors d'activités sociales non alimentaires (combats ritualisés) qui semblent directement liées à l'occupation d'un nid dans la colonie (MARION en prep.). D'autres lieux sont fréquentés, sans agressivité, par les reproducteurs interrompant momentanément leur garde du nid (cf. § IV, C1 b), et par tous les jeunes hérons qui pendant la quinzaine de jours séparant leur premier vol de l'abandon définitif du nid, vont apprendre à y chasser entre deux apports de nourriture par les parents ;

— la bordure des forêts marécageuses non occupées par les colonies, le centre du lac occupé par les joncs, les rives et les prairies inondables bordant le lac. Ces zones sont exploitées individuellement par des oiseaux qui s'y nourrissent soit accessoirement en cas de vent défavorable (cf. *supra*) soit en permanence (ex. : oiseaux E et F), y défendant alors pour la plupart un territoire ;

— certains points, limités, sont, à l'inverse, exploités par de nombreux hérons (5 à 40 en même temps), et correspondent aux décharges de poissons morts.

Plusieurs raisons expliquent ce partage très marqué de l'espace alimentaire. L'absence quasi totale d'alimentation des adultes dans l'environne-



13. — Partage de l'espace reproducteur et alimentaire des Hérons cendrés lac de Grand-Lieu. Le centre du lac est trop profond pour être utilisé par hérons. Les prairies inondables du pourtour, les forêts marécageuses accueillant les colonies et les *Scirpus lacustris* sont inondés pendant la majeure partie de l'installation des territoires des hérons reproducteurs, contraignant 93 % d'entre eux à choisir un site alimentaire hors du lac fig. 14). Plusieurs des sites utilisables restent inappropriables par les hérons territoriaux : zones neutres autour des colonies, trop coûteuses en de défense, et zones d'alimentation communautaires (décharges de poissons). Lors de la baisse des eaux fin avril et la croissance des plantes mai, les sites soudain disponibles sont peu utilisés : moins de 4 % nicheurs s'y posent, alors que 6,8 % des nicheurs pourraient y établir encore leur territoire (cf. fig. 14) ; ces zones sont en fait trop aléatoires (inondations noyant ces territoires).

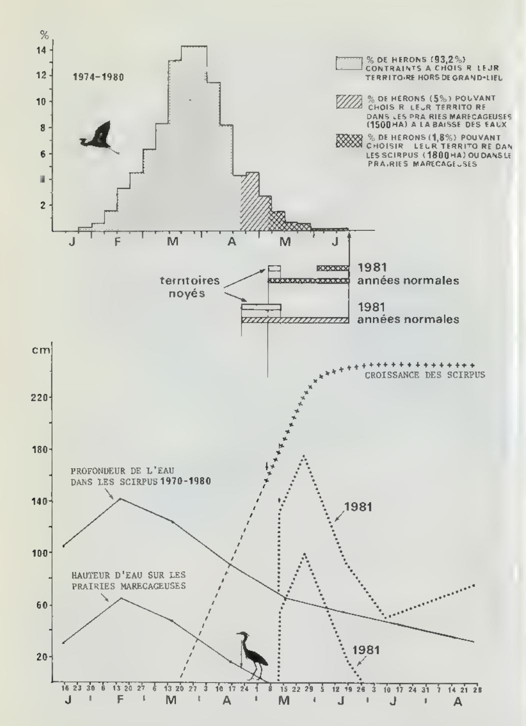


Fig. 14. — Dynamique d'installation des hérons reproducteurs dans les colonies de Grand-Lieu en fonction de la hauteur d'eau du lac et de la croissance du *Scirpus lacustris*

(suite de la légende fig. 14.)

Haut : % de hérons s'installant dans les colonies (date de ponte), répartis par semaines, calculés d'après l'observation de 2 986 nids effectuée de 1974 à 1980

Bas : Hauteur de l'eau dans les *Scirpus* et dans les prairies riveraines inondables (moyennes établies sur 11 ans), et croissance des *Scirpus*. Pointilles : accident hydraulique de 1981

En années normales, les hérons peuvent établir leur territoire alimentaire à partir du 20 avril dans les prairies marécageuses, lorsque l'eau n'atteint plus que 10 cm, et jusqu'à leur exondation complète, et à partir du début mai dans les *Scirpus*, lorsque ces hydrophytes dépassent l'eau d'environ 40 cm, du fait de leur croissance et de la baisse simultanée de l'eau. Mais seuls 68 % des hérons reproducteurs, correspondant aux nouvelles et dernières installations dans les colonies, sont susceptibles d'utiliser ces sites comme territoire principal (ex : hérons radio-équipés E et F). En fait, cette période correspond aussi à l'abandon des territoires occupés par les premiers nicheurs, qui ont alors fini leur reproduction. Les nouveaux sites apparaissant à Grand-Lieu sont de ce fait largement délaissés, d'autant qu'ils sont potentiellement risqués : en 1981, une crue subite les a tous noyés pendant plusieurs semaines (diagrammes en milieu de figure).

LEGENDE DES PHOTOGRAPHIES : Pl. VII à X

[Pho]to 1 : Vue aérienne de la colonie du lac de Grand-Lieu ; premier plan : colonie [d]ispersée dans les forêts flottantes de *Salix* (arbres clairs) et d'*Alnus* (arbres foncés), entrecoupées de roselières ; second plan : bassin d'eau libre inclus dans les forêts = zone alimentaire neutre ; troisième plan : *Scirpetum* (zones alimentaires neutres + territoires individuels) et centre du lac non exploité (en haut à droite)

[Phot]o 2 : Vue aérienne du *Scirpetum* à Grand-Lieu : *zone alimentaire riche* (surface en eau > 95 %), peu dérangée par l'homme et très proche (0-4 km). Ex. : hérons E et F

[Pho]to 3 : Vue aérienne des anciens marais salants de la baie de Bourgneuf : *zone alimentaire riche* (surface en eau ≥ 50 %), peu dérangée par l'homme mais très éloignée (25-35 km). Très fréquentée mais pas par les hérons radio-[é]quipés.

[Photo] 4 : Vue aérienne des polders sillonnés de canaux de la baie de Bourgneuf : [z]one alimentaire riche (surface en eau ≥ 10 %), peu dérangée par l'homme [e]t moyennement éloignée (15-40 km). Ex. : hérons A, G, H.

[Pho]to 5 : *Zone alimentaire moyennement riche* (ruisseaux en bocage, superficie [e]n eau = 2 % du territoire), dérangée par l'homme et moyennement éloignée [(]20 km). Ex. : hérons C et D.

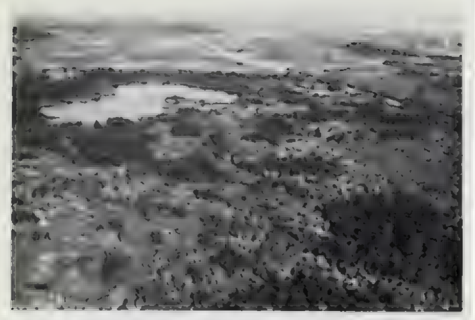
[Phot]o 6 : *Zone alimentaire pauvre* (mares-abreuvoirs en bocage, superficie en eau [=] 0,05 % du milieu), très dérangée par l'homme et faiblement à moyennement [él]oignée (10-15 km) : territoire du héron I

[Phot]o 7 : Zone alimentaire socialement neutre : décharge de poissons à Grand-Lieu [le]s postures de menace (héron de gauche et héron de face au centre) ont ici [p]our fonction de maintenir une distance inter-individuelle minimale et non [d]e défendre un territoire.

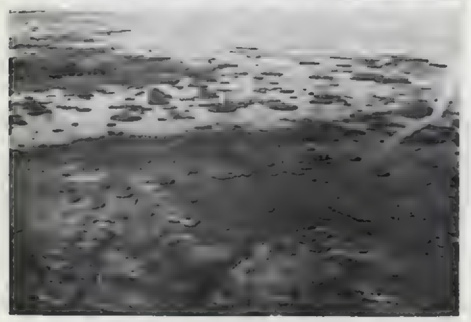
[Phot]o 8 : Défense de 2 territoires alimentaires : posture de menace territoriale [p]our le héron du territoire de gauche, chasse violente de l'intrus par le héron [d]u territoire de droite, la limite des territoires passant entre les deux.

[Phot]o 9 : Vol rasant de défense territoriale en direction d'un intrus : tête baissée [p]ar rapport au dos, cou replié, battement d'ailes lents.

1



2





1

2

5

6



TABLEAU XI

ESPECES ET [illegible]	Observation en milieu naturel	[illegible] en (M=marques [illegible] vérif.)	[illegible] du territoire	[illegible] du territoire	[illegible] envers les congénères	[illegible] vis-à-vis des congénères	[illegible] nicheur	Oiseau colonial	[illegible] prouvé	ex[illegible]
COCHLEARIUS COCHLEARIUS										
Biderman & Dickerman 1978	+	-	-	-	+	+	+	?	-	
NYCTICORAX NYCTICORAX										
Lorenz 1938	-	+	+	+	+	+	-			1 -4
Noble & al 1938	+ -	+	+	+	+	+	·		-	-
Hinde 1956									-	
Meyerriecks 1962b	+	·		-	+	-	?		-	
Voisin 1970	+	-	-		+ -	-	+	+		
Cramp & Simmons 1977										
ARDEA HERODIAS-OCCID.										
Dennis 1961	+	-	-							
Meyerriecks 1962a	+				+	?			-	
Meyerriecks 1962b	+				+		-			
Hedeen 1967	+		?			+				
Krebs 1974	+			-	+	+				
Brandman 1976	+	+				?	+	+	+?	
Bayer 1978	+	?	+	+	+	+	+	+	+	
Mock 1978	+	-	-		+	?	?			
Kushlan 1978	+				+	?				
ARDEA CINEREA										
Marion 1976	+		+		+	+	+	+	-	
Cramp & Simmons 1977	+	NV		+	+	?				
Cook 1978	+	+	+	+	+	+			+	
Marion 1979	+				+	+	?	+	-	
	+	+ ?	+	+	-	·	+	+		
Marion pres trav	+	+		-	+	+	+	+	+	
CASMERODIUS ALBUS										
Meyerriecks 1962a	+	-	-	-	+	-	-		-	1- -5
Tomlinson 1976	+	-	-		+	+	+	+		
Mock 1978	+		+	-	+	+	?	?	-	- 5
EGRETTA THULA										
Meyerriecks 1962a	+		-	-	+		?		-	1- -5
Meyerriecks 1962b	+	-	·	-	+	-	+	+	-	- 5
EGRETTA RUFESCENS										
Friedmann 1925	+	-	-		+	-	+		-	1 3
Meyerriecks 1962a	+	-	-	-	+	-	?			1- -5
Meyerriecks 1962b	+				+		?			·
EGRETTA CAERULEA										
Van Tyne 1960	+	-	-	-	+	+	+		-	1 3
Meyerriecks 1962a	+	-	-		+	-	?		-	1- -5
Meyerriecks 1962b	+	-		-	+	-	-		·	1 -5
EGRETTA INTERMEDIA										
Henry 1971	+	-		-	+		-		·	1
EGRETTA GARZETTA										
Marion pres trav	+				+	+	+	+		
EGRETTA SACRA										
Recher 1972	+	+	+	+	+	+	+	+	+	
HYDRANASSA TRICOLOR										
Wible 1957	+	·	-	-	+	-	?		-	1 3
Meyerriecks 1962a	+	-	-	-	+	-	?			- -5
Meyerriecks 1962b	+	-	-	-	+	+	+	+	-	- -5
EGRETTA GULARIS										
Cramp & Simmons 1977	+	?	?	?	+	+	+	+		
ARDEOLA RALLOIDES										
Cramp & Simmons 1977	+	?	?	?	+	+	+	+	-	
BUBULCUS IBIS										
Meyerriecks 1960b	+		+		-	+				
Meyerriecks 1963a	+		-		+	+	?			
Meyerriecks 1962b	+		+			+				
Grubb 1976	+		+	-	+	+				
Woolfenden & al 1976	+		+		+	+				
BUTORIDES VIRESCENS										
Meyerriecks 1960b	+	-		-	+	-	+	?		1-
Meyerriecks 1962a	+	-	-	·	+	-			-	1 3-5
Meyerriecks 1962b	+	-	-	-	+	-	+	?		
Cramp & Simmons 1977									-	

+= donnée positive ; -= donnée négative, ? = non précisée
1= simple distance inter-individuelle , 2= fait référence à des travaux ne prouvant pas la territorialité ,
3= lacunes dans la démonstration , 4= données concernant le territoire sexuel dans la colonie, et non le territoire alimentaire ; 5= données non vérifiables(imprécises .

ment immédiat de la colonie (dans le cas où il y a réellement des proies) semble un phénomène général chez les Ardéidés, au moins pour les grandes colonie (VALVERDE 1956, VOISIN 1970, HAFNER 1977 pour *Egretta garzetta, Bubulcus ibis, Ardeola ralloides* et *N. nycticorax*). TAMISIER (1972) a décrit un comportement identique chez la Sarcelle d'hiver hivernant en Camargue, où les oiseaux n'exploitent pas les gagnages situés dans le pourtour immédiat des remises diurnes. Pour VALVERDE (*loc. cit.*), les Ardéidés éviteraient par ce comportement d'attirer l'attention des prédateurs sur la colonie. Cette explication est douteuse puisque ces colonies sont de toute façon très visibles et bruyantes. Nous pensons plutôt à l'efficacité alimentaire : si un tel mécanisme d'évitement n'existait pas, tous les oiseaux de la colonie chercheraient à s'y nourrir du fait de son avantage en gain d'énergie de déplacement. Le maintien d'une distance minimale inter-individuelle pour ces oiseaux chassant au guet nécessiterait alors un coût énergétique dépassant les gains. Les ressources finiraient aussi par s'épuiser rapidement obligeant les oiseaux à trouver un autre site d'alimentation. Finalement il y aurait plus d'inconvénients à long terme que d'avantages à court terme pour les individus cherchant à se nourrir près des colonies (catégorie c précédente). La stratégie optimale consiste sans doute à s'établir dès le départ dans une zone plus éloignée et donc moins fréquentée. Dans les faits, cela aboutit aux mêmes résultats qu'une improbable sélection altruiste de groupe conduisant les parents à réserver pour leurs jeunes les zones alimentaires les plus proches de la colonie.

Les autres parties du lac, plus éloignées, sont moins soumises à cette contrainte et autorisent l'appropriation individuelle. Celle-ci reste cependant globalement faible, pour deux raisons. D'une part, la baisse des eaux n'intervient qu'au cours du mois d'avril, et surtout en mai et juin, parallèlement à l'apparition des joncs (*Scirpus lacustris*) qui constituent les seuls perchoirs utilisables en dehors des rives (fig. 14). Seuls les hérons s'installant tardivement dans la colonie peuvent exploiter ces zones, les hérons les plus précoces étant contraints d'exploiter les aires trophiques extérieures au lac. Seules les rives peuvent être occupées, bien que le coût de défense territoriale y soit nettement plus élevé qu'en dehors du lac (cf. cas des oiseaux X, Y et Z, § IV, C1 C4). D'autre part, l'utilisation des joncs comme perchoirs et celle des prairies limitrophes restent aléatoires du fait des crues imprévisibles, comme ce fut le cas en 1981 (retour du niveau hivernal au mois de mai, cf. fig. 14). Seules restent alors utilisables les rives des îles flottantes (utilisées par ex. par E et F). Cet exemple illustre le passage de l'exploitation territoriale à l'exploitation grégaire. Lorsque la pérennité alimentaire n'est plus suffisamment assurée, l'appropriation cesse. Rien ne s'oppose plus alors à une exploitation grégaire, parfois massive, dès que ces zones offrent pendant un court moment une quantité de nourriture anormalement élevée. C'est le cas général de tous les milieux où les concentrations de hérons peuvent être remarquables : mise en assec d'étangs piscicoles (HESSE 1972), zones subitement inondées, vasières intertidales ou estuariennes. Ce grégarisme se développe beaucoup après la période de reproduction, et s'accompagne d'un changement de milieux : en Bretagne, les Hérons cendrés se tiennent en groupes importants sur les vasières intertidales en hiver, et très peu en milieux dulçaquicoles intérieurs (proportion de 100/1, MARION 1976). KREBS (1974) a signalé le même changement de stratégie chez *Ardea herodias*, mais d'une manière inversée selon les saisons. Ce mécanisme permettrait d'optimiser l'exploitation du milieu, en faisant appel au groupe en cas

d'abondance imprévisible des proies, et en réservant les zones stables à l'exploitation solitaire territoriale, conformément à la thèse de CROOK (1965)

Cependant, l'imprévisibilité n'est pas le seul facteur conduisant à la grégarité. La *chronologie d'occupation de l'espace*, soit par un individu soit par un groupe, prime tous les autres facteurs, comme en témoigne le cas des décharges de poissons à Grand-Lieu. Ces décharges existent déjà lorsque les premiers hérons arrivent sur le site de nidification en janvier février. Ces oiseaux, n'ayant pas encore entamé leur reproduction ni établi de territoire, les exploitent grégairement, soit la nuit pour le port, où les poissons sont jetés en soirée, soit le jour pour les autres décharges où les poissons sont jetés en matinée. Lorsque le comportement de mise en place des territoires intervient dans les semaines suivantes, aucun individu ne semble parvenir à s'approprier ces zones face au nombre trop élevé d'utilisateurs. Pendant toute la saison de nidification 1982, nous avons ainsi constaté des tentatives d'appropriation de la decharge du port de la part d'un ou deux oiseaux, sans succès. Par contre, l'une des deux autres décharges devint un territoire individuel à la faveur d'une rupture temporaire d'approvisionnement en poissons : les hérons abandonnèrent cette décharge pendant une semaine et un héron immature réussit à empêcher le retour des autres oiseaux. Pendant plusieurs jours, cet immature, repu sur le tas de poissons, dut faire face aux piqués aériens de plusieurs adultes stationnant à proximité, certains parvenant parfois à ravir l'une des proies. Ces adultes, désormais « illégitimes » finirent par abandonner la décharge à l'immature.

Ces exemples montrent que les aires de chasse communautaires ne sont pas forcément des zones délaissées par les oiseaux territoriaux et que leur maintien est indispensable aux oiseaux de stratégie exploratoire opportuniste Elles pourraient également représenter une sécurité pour les individus territoriaux. DAVIES (1976) a décrit chez la Bergeronnette grise l'existence de zones communes d'alimentation en hivernage, où se retrouvent les individus territoriaux voisins ; le temps passé sur le territoire individuel, proportionnel à la richesse alimentaire du moment, varie de 100 % à 20 % mais ne descend pas en deçà, même si la nourriture sur la zone commune est certains jours beaucoup plus abondante que celle du territoire individuel : l'oiseau défend dans ce cas un territoire vide de nourriture pendant le cinquième de la journée, sans doute au bénéfice de jours ultérieurs meilleurs.

2. — Nécessité de la comparaison inter-colonies

Les remarques précédentes montrent la nécessité d'une approche méthodologique complémentaire (observation à l'échelle de la colonie entiere et radio-tracking inévitablement limité à quelques individus servant de témoins). L'étude de plusieurs colonies apparaît également indispensable Le cas général observé à Grand-Lieu d'une fréquentation d'un seul axe de vol pour la grande majorité des individus, correspondant à un ou plusieurs territoires, ne se retrouve pas sur une autre colonie située à 60 km au N-W. Sur cette colonie (Guérande), nous avons noté l'axe de vol de chaque oiseau au départ de la colonie et à son retour lors de séquences de chasse réparties sur tout le cycle de reproduction. 94 adultes ont été

[illegible] en 1977, appartenant à 47 nids et 64 adultes (32 nids) en 1978 (MARION 1979 *b*) 29 % des individus utilisaient un seul axe de vol, 41 % deux axes, 15 % trois axes, 12 % quatre axes et 2,5 % cinq axes sur les sept utilisés par l'ensemble de la colonie. Cette variabilité était cependant moindre sur une courte période, puisqu'au cours d'une même journée 42 % des individus n'utilisaient qu'un des axes et 50 % deux axes. En outre, 63 % des oiseaux ne changeaient pas d'axe de vol entre deux retours à la colonie, les autres le faisant soit entre deux séquences de chasse (20 %), soit au cours d'une même séquence (16 %).

Ces résultats sont trop différents de ceux de Grand Lieu pour pouvoir être imputés à d'éventuelles erreurs d'identification de quelques individus. Cette divergeance pourrait être due aux différences de taille des deux colonies. Celle de Grand Lieu possédait en 1977 et 1978 respectivement 1260 et 1270 couples, se nourrissant en moyenne à 24 km de leur nid, alors que celle de Guérande ne possédait aux mêmes dates que 146 et 166 couples, se nourrissant en moyenne à 9 km simplement (MARION 1979 *b*, 1980 *d*). Le faible éloignement des marais exploités à Guérande et le faible rayon d'action de ces oiseaux (7) favoriseraient l'utilisation de « territoires [illegible] directionnels », alors que les oiseaux de la colonie de Grand Lieu, [illegible] contraints d'aller se nourrir en moyenne à des distances deux à trois fois [illegible] (8), ne pourraient pas fréquenter des territoires pluri directionnels en raison de l'éloignement de chaque marais les uns des autres, pour [illegible] énergetiques (fig 15). En effet, les premiers résultats d'un [illegible] bioénergétique du cycle reproducteur du Héron cendré (MARION [illegible]) indiquent que le seuil maximal moyen de parcours en vol à chaque [illegible] de chasse ne peut dépasser 50 km (25 km de la colonie) pour [illegible] élevant une nichée moyenne de 3 jeunes (9). Cela ne signifie pas qu'aucun oiseau ne puisse aller chasser au-delà : chaque individu doit [illegible] un équilibre en « jouant » sur une partie ou la totalité de l'éventail [illegible] paramètres intervenant sur son bilan énergétique : nombre de jeunes [illegible] stade de chacun des jeunes, durée et rythme des séquences de chasse, efficacité de capture et rendement énergétique des proies, durée [illegible] autres activités (sommeil, toilette, garde du nid), éloignement des [illegible] alimentaires et vitesse de vol, etc., ces divers facteurs étant inter[illegible] et subissant l'action d'autres paramètres (ceux du conjoint, [illegible] météorologie). Cet équilibre s'effectue sur toute la saison de repro[illegible] et même au delà, par l'intermédiaire des réserves de l'organisme, [illegible] implique de ne pas limiter les périodes de recueil des données à [illegible] jours seulement. L'éloignement moyen de 25 km résulte d'un [illegible] attribuant à tous les paramètres des valeurs moyennes observées [illegible] un grand nombre de hérons reproducteurs. Le programme de recherche [illegible] nous effectuons depuis 1976 a pour but de vérifier la valeur moyenne et l'ampleur des variations individuelles de ces paramètres, en utilisant [illegible] le radio-tracking. Nous admettrons ici dans un premier temps [illegible] de raisonner sur des valeurs moyennes, sans nier les variations [illegible] La plupart des conclusions théoriques de ce modèle ont

(7) Le domaine vital d'une colonie est directement proportionnel au nombre de ses reproducteurs : 6 km pour 50 couples, 24 km pour 500 couples, r = 0,98 pour les colonies de Bretagne (MARION 1979 *c* et en prep.)

(8) Grand-Lieu est en fait scindé en deux sous-colonies qui exploitent (fig 6) chacune des marais différents, d'où la relation 24 km – 500 couples.

(9) Les 9 hérons radio-équipés confirment exactement ce seuil maximal de 50 km voyage, à peine franchi par C (51,5 km) et G (51,9 km).

jusqu'à présent été confirmées sur les hérons de Grand-Lieu, ce qui nous a autorisé à penser que cette colonie avait atteint le seuil limite maximum de reproducteurs (1 300 couples). Ce seuil concerne uniquement le cas de Grand-Lieu, puisqu'il dépend pour chaque colonie de la distance supplémentaire que doivent parcourir les membres de la colonie au fur et à mesure de la croissance des effectifs. Il est d'autant plus vite atteint que la proportion des zones impropres à l'alimentation autour de la colonie

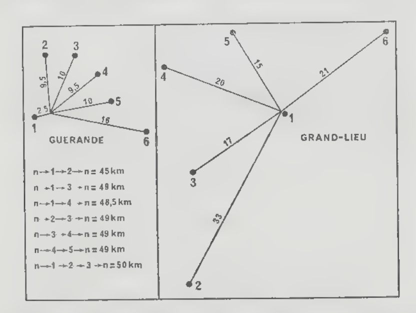


Fig. 15 - Comparaison des distances minimales séparant les colonies de Grand Lieu (ouest) et de Guérande de leurs principales aires alimentaires respectives Chaque zone est numérotée de 1 à 6, le chiffre porté sur l'axe de vol représentant la distance en km. En moyenne, un héron reproducteur élevant 3 jeunes ne peut s'alimenter régulièrement au-delà de 25 km de son nid soit 50 km voyage alimentaire (cf. texte). A Grand-Lieu, l'éloignement de chaque aire d'alimentation est tel que chaque héron ne peut normalement utiliser qu'un seul territoire, choisi sur l'une de ces 6 aires, à moins d'adopter la stratégie exploratoire opportuniste Par contre, à Guérande, le faible éloignement des aires d'alimentation autorise chaque héron à utiliser simultanément lors de chaque voyage alimentaire deux aires différentes, voire même trois (circuit nid-zone 1 puis zone 2 puis zone 3 et retour au nid) sans dépasser le seuil théorique de 50 km/voyage. Mais l'observation montre que moins d'un tiers des nicheurs utilisent plus de deux directions pendant toute la reproduction, pour des raisons vraisemblables de coût de défense territoriale.

est élevé : c'est le cas de Grand-Lieu où les zones alimentaires hors lac sont situées derrière 10 à 15 km de bocage, alors que les marais entourant la colonie de Guérande commencent à 2 km seulement. Les hérons de la colonie de Grand-Lieu, contraints de parcourir 24 km pour rejoindre un seul territoire, ne disposeraient plus de « réserves » suffisantes pour aller chasser sur un autre marais (fig. 15). Cette contrainte ne jouerait pas

encore pour les hérons de Guérande qui peuvent rester dans la limite de 25 km même en fréquentant à chaque séquence deux ou trois marais au lieu d'un seul. En fait, seuls 16 % des oiseaux de Guérande utilisent deux zones de chasse au cours d'une même séquence : les hérons de cette colonie reviennent donc en grande majorité à leur nid en utilisant le même axe de vol qu'à l'aller, les changements éventuels se produisant entre deux séquences après retour au nid. Ce qui signifie que les oiseaux de cette colonie n'utilisent en moyenne pas encore le capital de distance théorique dont ils bénéficient de par la position avantageuse de leur colonie. Ce capital est effectivement investi dans une rotation alimentaire plus grande malgré une durée de chaque séquence hors trajets identique à celle des oiseaux de Grand-Lieu (Marion 1979 *b*).

Cette explication énergétique n'est que partielle, car elle n'exclut pas la possibilité pour les oiseaux de Grand-Lieu de fréquenter plusieurs zones de chasse, à condition qu'ils n'en utilisent alors qu'une seule en moyenne à chaque séquence ; c'est justement le cas de l'oiseau G. Cette stratégie semble par contre impliquer, dans le cas de colonies proches de leur seuil maximal de reproducteurs (et donc de taille du domaine vital de la colonie), l'abandon de toute défense territoriale. Elle ne pourrait alors se réaliser qu'en cas de présence de zones communautaires, utilisées comme recours éventuel compensant la renonciation à la sécurité temporelle offerte par la territorialité. Une telle solution ne pourrait concerner qu'une minorité des reproducteurs.

Cette hypothèse, qui ne pourra être vérifiée que par le radio-tracking d'oiseaux nichant en petites colonies, impliquerait en cas de confirmation deux stratégies de choix de nidification en fonction de la taille de la colonie : la première pousserait les hérons à rechercher les petites colonies, impliquant l'avantage de parcourir de faibles distances pour s'alimenter, et la possibilité d'avoir plusieurs zones d'alimentation permettant de s'affranchir des aléas trophiques. L'avantage des petites colonies entraînerait cependant l'augmentation rapide des reproducteurs d'année en année (le seul recrutement interne ne peut en effet expliquer la croissance exceptionnelle de certaines colonies observées en France, cf. Marion 1980 *a* et 1980 *b*), conduisant progressivement à la seconde stratégie impliquée par la nidification en grosses colonies, avec perte simultanée du nombre de territoires par oiseau, par augmentation des distances à parcourir et de la concurrence croissante des congénères à distance égale, d'où augmentation parallèle de la vulnérabilité face aux aléas alimentaires. Cette évolution devrait alors entraîner la création de nouvelles colonies, mais un tel mécanisme régulateur semble ne pas avoir pu s'exercer en France jusqu'aux années 1970, en raison de la persécution humaine des colonies les plus accessibles. D'où une valeur adaptative excessive à la nidification en colonies déjà existantes, considérées comme « indicateurs biologiques de sécurité » témoignant de la capacité du milieu à permettre une reproduction réussie (Ashmole 1962, Crook 1965, Lack 1968, Marion 1979 *b*). Cette situation, est beaucoup moins critique dans des régions où les hérons sont protégés de longue date (Grande-Bretagne, Pays-Bas), explique parallèlement aux conditions du milieu la taille moyenne très faible (quelques couples, les plus grandes n'excédant pas 250 couples), la grande densité et la répartition plus uniforme des colonies de ces pays rapportées par Braaksma et Bruyns (1959), Lack (1954 *b*), Sharrock (1976), Yeatman (1976).

V. — DISCUSSION

A. — La territorialité chez les Ardéidés

Il n'existe qu'un nombre très limité de types de territoires chez les Oiseaux (cf. MAYR 1935, NICE 1941, AMSTRONG 1947, MAYAUD 1950, BOURLIÈRE 1952, HINDE 1956, MCNEIL 1969, DORST 1971, WILSON 1975, CRAMP et SIMMONS 1977) Sans accorder une signification éthologique excessive à ces catégories (cf. KLOPFER 1972), il est difficile de ne pas les évoquer dans la mesure où elles servent de trames aux théories sur la territorialité DORST (1971), reprenant la classification largement admise de NICE (1941), reconnaît cinq catégories (fig. 16) La catégorie D illustre le cas des oiseaux coloniaux (hérons, manchots, goélands, sternes, cormorans, Alcidés, hirondelles, etc) et ne comprend que le nid et ses abords immédiats (le plus souvent limitée à la distance défendue par l'occupant en allongeant le cou tout en restant sur le nid) « En dehors du périmètre immédiat du nid, les individus faisant partie de la même colonie utilisent *en commun* un domaine vital souvent très vaste pour la recherche de la nourriture » (DORST 1971).

1. — LE CAS DU HÉRON CENDRÉ

La littérature sur cet Ardéidé est unanime sur cette description (VERWEY 1930, TINBERGEN 1936, WHITERBY *et al.* 1939, LOWE 1954, LACK 1954 *a*, 1954 *b*, BAUER et GLUTZ VON BLOTZHEIM 1966, MILSTEIN *et al.* 1970, CREUTZ 1981). Cependant, cette utilisation d'un domaine vital commun n'implique pas forcément une alimentation collective : LACK (1966) prend le Héron cendré comme exemple d'oiseau colonial chassant néanmoins seul, ce qui constitue à ses yeux une exception à la règle de nidification en colonie. Par contre, cette chasse solitaire n'implique pas la territorialité (LACK 1966, WARD et ZAHAVI 1973, KREBS 1974), cette dernière n'étant pas non plus mentionnée dans les récentes synthèses générales (HANDCOOK et ELLIOTT 1978, CREUTZ 1981) ou sur l'alimentation de cette espèce (UTSCHICK et BUCHBERGER 1980, UTSCHICK et WEBER 1980, UTSCHICK 1981). Curieusement, on trouve pourtant mention de territoires alimentaires chez le Héron cendré dans deux importants ouvrages d'éco-éthologie, EIBL-EIBESFELDT (1967) et WALLACE (1973), qui font tous deux référence à FESTETICS (1959), alors que celui-ci n'aborde pas le sujet.

Le présent travail confirme les hypothèses que nous avions formulées auparavant sur la territorialité alimentaire chez le Héron cendré en période de reproduction (MARION 1976, 1979 *b*, 1980 *c*). Entre temps, des territoires alimentaires hivernaux, ne contredisant donc pas la théorie de la reproduction coloniale, ont été rapportés par CRAMP et SIMMONS (1977), citant sans précisions une observation hollandaise (A A. BLOCK) : « at least some defend individual feeding territories to which they may return in successive

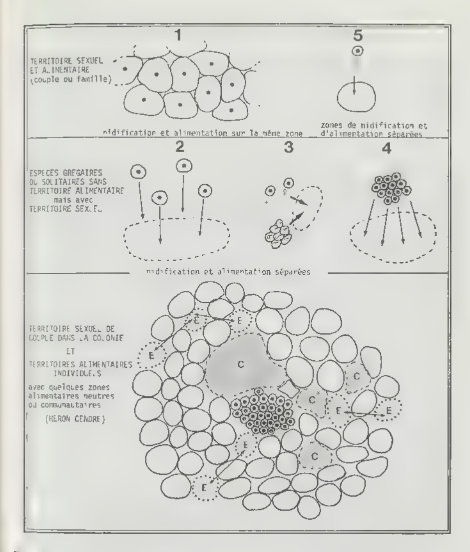


Fig 16 — Les 5 principaux types de territoires définis jusqu'à présent chez les oiseaux nicheurs, d'après NICE (1941) et DORST (1971), comparés au cas du Héron cendré (prés. trav.).

Seul le type 1 (type A de NICE) regroupe toutes les phases de la reproduction Dans les autres, nidification et alimentation sont géographiquement séparées 1 — passereaux, pics, 2 : territoire sexuel défendu, alimentation sur zone neutre, ex : grèbes, cygnes ; 3 = territoire de parade séparé du site de nidification, et alimentation sur zone neutre, ex. Chevalier combattant ; 4 = variante du type 2, où les nids sont regroupés en colonie, ex. : oiseaux marins · 5 — la zone alimentaire est défendue territorialement, comme le nid, ex. : Merle de roche.

Le cas du Héron cendré est intermédiaire entre les types 4 et 5 colonie regroupant les territoires sexuels défendus par les couples, et zone alimentaire partagée en territoires individuels et en zones communautaires neutres (C). Certains individus choisissent plusieurs zones alimentaires individuelles mais ne les défendent pas territorialement (E) et fréquentent aussi les zones communautaires (stratégie exploratoire opportuniste), ils parcourraient les trajets les plus longs.

years, especially outside breeding season », et par COOK (1978), décrivant des conflits territoriaux chez trois individus en automne sur un estuaire anglais.

2. — LE CAS DES AUTRES ARDÉIDÉS

L'organisation spatio-temporelle que nous avons observée chez le Héron cendré est-elle généralisable à l'ensemble des Ardéidés coloniaux ? La territorialité alimentaire, généralement considérée comme exceptionnelle a été à plusieurs reprises citée chez d'autres Ardéidés, mais les détails fournis correspondent généralement aux définitions de la distance inter individuelle, des conflits hiérarchiques ou des territoires sexuels. Parfois (cf. MOCK 1978 *b*, KUSHLAN 1978), ces notions sont analysées globalement à l'échelle de groupes d'espèces assez imprécisément définis (« herons »), voire de plusieurs familles (« Wading birds »), malgré des différences de stratégies spécifiques importantes, ce qui présente l'inconvénient de généraliser à l'ensemble ce qui n'est le fait que de quelques espèces ou même de certaines populations.

On trouve en effet chez les Ardéidés les deux principaux systèmes sociaux de reproduction. Les ouvrages généraux d'ornithologie (WITHERBY *et al.* 1939, BAUER et GLUTZ VON BLOTZHEIM 1966, DORST 1971, CRAMP et SIMMONS 1977, GÉROUDET 1978) classent ces espèces en deux groupes : d'un côté celles qui nichent et s'alimentent solitairement, de l'autre les espèces coloniales qui s'alimentent sur des zones neutres. Cette dichotomie schématique se retrouve en partie dans la classification des Ardéidés, bien que les caractéristiques sociales constituent un outil mineur de cette taxonomie, d'ailleurs très controversée (cf. BOCK 1956, CURRY-LINDAHL 1971, PAYNE et RISLEY 1976, PARKES 1978, HANDCOOK et ELLIOTT 1978). Les 64 espèces reconnues par BOCK (1956) sont actuellement réparties en 4 sous-familles (cf. PARKES 1978), bien que le regroupement des trois dernières en une seule, proposé par BOCK, soit encore d'actualité (HANDCOOK et ELLIOT 1978) :

— LES BOTAURINAE OU « BUTORS » : 2 tribus, l'une avec 12 espèces formant 2 genres (*Botaurus* et *Ixobrychus*), l'autre avec une espèce « aberrante », *Zebrilus undulatus*.
— LES TIGRISOMATINAE OU « HÉRONS TIGRÉS » : 5 espèces en 3 genres : *Tigrisoma*, *Tigriornis*, *Zonerodius*.
— LES NYCTICORACINAE OU « HÉRONS DE NUIT » : 2 tribus, l'une avec 5 espèces formant selon les auteurs un ou plusieurs genres (*Gorsachius*, *Nycticorax* et *Nyctanassa*), l'autre avec une espèce « aberrante », *Cochlearius cochlearius*.
— LES ARDEINAE OU « HÉRONS DE JOUR » : 36 espèces formant un nombre très contesté de genres : *Butorides*, *Ardeola*, *Bubulcus*, *Ardea*, *Egretta* (*Hydranassa*, *Florida*, *Dichromanassa*, *Demigretta Casmerodius*, *Leucophoyx*, *Mesophoyx*, *Notophoyx*...), *Agamia*, *Pilherodius*, *Syrigma*.

Les deux premières sous-familles (*Botaurinae* et *Tigrisomatinae*) sont solitaires en tous temps (nidification et alimentation, territoire de type A) et constituent pour certains (BOCK 1956) la condition la plus primitive pour d'autres (PAYNE et RISLEY 1978) les taxons les plus anciennement dérivés. Les deux autres sont coloniales, mais avec de nombreuses exceptions. KREBS (1978) a classé 58 espèces d'Ardéidés selon leur sociabilité

reproductrice et alimentaire d'après les données de la littérature (tabl X). 23 espèces nichent solitairement (dont 12 nichent parfois en colonie) et 24 nichent en colonie (dont 3 parfois solitairement en limites de répartition : *Ardea cinerea, A. herodias* et *A. purpurea*). Les genres les plus grégaires en reproduction sont *Bubulcus, Ardeola* et *Egretta*, le genre *Ardea* est

TABLEAU X — Classement des Ardéidés selon leur grégarisme reproducteur et alimentaire (d'après KREBS 1978).
Premières lettres. G — alimentation grégaire ; g — alimentation parfois grégaire ; S — alimentation solitaire ; s = alimentation parfois solitaire.
Secondes lettres : C — nidification coloniale, c — nidification parfois coloniale, S — nidification solitaire ; s = nidification parfois solitaire
Les données manquent pour 5 espèces sur les 63 que comptent les Ardéidés

	G C	G(s)C	S C	S(g)C	S(g)C(s)	S(g)S(c)	S S(c)	S S	TOTAL
BUBULCUS	1								1
[illegible]A			3	2					5
[illegible]ETTA	3	5		2		1			11
[illegible]		1	1	1	3	2		3	11
[illegible]A							1		1
[illegible]ODIUS								1	1
[illegible]								1	1
[illegible]ES							2		2
[illegible]RTUS						1			1
[illegible] }	2						1	4	7
[illegible] }								5	5
[illegible] }							4	8	12
	6	6	4	5	3	4	8	22	58
	24 espèces coloniales dont 3 parfois solitaires en limite de répartition					34 espèces solitaires dont 12 parfois coloniales			

partagé à égalité entre espèces coloniales et espèces solitaires, toutes les autres espèces nichent solitairement excepté *N. nycticorax* et *Nyctanassa violacea*. Seule la moitié des espèces coloniales s'alimentent grégairement. Cette dernière proportion est à considérer néanmoins avec prudence, en raison des variations de stratégies alimentaires adoptées par certaines espèces selon les conditions locales de milieux (MARION 1976, 1979 *b*, MOCK 1978 *a*, KUSHLAN 1978). Cette diversité de situation nécessite donc de toujours mentionner l'espèce, et rend indispensable une révision commentée des mentions de « territorialité » chez les Ardéidés.

La territorialité alimentaire étant largement prouvée chez les espèces nichant solitairement, et ne présentant pas de contradiction théorique (territoire de type A de NICE), nous ne retiendrons comme preuves de territorialité alimentaire chez les « hérons » que celles concernant les espèces strictement ou largement coloniales (*Ardeola* sps., *Bubulcus, Egretta*

sps. *sensu lato, Ardea cinerea, A. herodias, A. melanocephala, A pacifica, A. picata, A purpurea, N. nycticorax* et *Nyctanassa violacea*), ainsi que les travaux effectués sur les populations locales coloniales pour les espèces habituellement solitaires (*Ardea cocoi, A. novaehollandiae, Butorides virescens/striatus, Egretta sacra, Nycticorax caledonicus, C cochlearius, Agamia agami*). Hormis ceux concernant *Ardea cinerea*, déjà cités, les travaux habituellement interprétés comme décrivant ces territoires alimentaires sont FRIEDMANN 1925, LORENZ 1938, NOBLE *et al.* 1938, VAN TYNE 1950, MEYERRIECKS 1960 *a*, 1960 *b*, 1962 *a* et *in* PALMER 1962, HEDEEN 1967, VOISIN 1970 DENNIS 1971, RECHER 1972, KREBS 1974, SNOW 1974, WOOLFENDEN *et al.* 1976, BRANDMAN 1976, TOMLINSON 1976, CRAMP et SIMMONS 1977, BAYER 1978, MOCK 1978 *a*, KUSHLAN 1978.

L'observation de LORENZ (1938) concerne des *N. nycticorax* apprivoisé et parqués dans son jardin. Chaque individu occupait très vite et défendait contre ses congeneres certains sites de ce jardin, indépendamment semble t il de son nid Les jeunes montraient le même comportement dès leur émancipation. La description de LORENZ est cependant imprécise : s'agissait-il de perchoirs ou d'autres zones non trophiques, simples prolongements des territoires de nidification dans la « colonie » toute proche ? NOBLE *et al* (1938) ont decrit chez des jeunes Hérons bihoreaux americains (*N. n hoactli*), élevés en volières, le partage rapide des cages en territoires individuels ou par paires dès l'âge de quelques semaines, comportement également observé dans les colonies sauvages (défense territoriale des arbres supportant les nids par les jeunes de chaque nichée avant leur émancipation) Ces territoires de jeunes autour du nid familial, également decrits chez l'Ardéidé le plus grégaire, *Bubulcus ibis* (BLAKER 1969), ne doivent pas être confondus avec un territoire alimentaire. L'expérience de LORENZ est d'autre part artificielle : oiseaux apprivoisés, nourris à la main dans l'environnement immédiat de la colonie (alors que les hérons ne s'y nourrissent jamais), etc. Mais surtout, l'auteur ne retient lui-même pas l'existence de territoires alimentaires dans ce travail : « There are two ways in which evolution can change the indubitably primitive territorial instincts so as to make colony nesting possible Either one common territory must be shared by all the birds of the colony (ex : *Corvus monedula*), or else the territories of individual pairs must shrink to such an extent that the nests can be built so closely together as to produce the outward appearance and the advantages of a rookery. This latter possibility has been realized in the colony-breeding Herons and in number of other birds The nesting territory of a pair of Night-Herons has an area of but few cubic feet ( ) *Of course its extreme smallness makes it necessary for the birds to seek their food on some neutral ground* » NICE (1941) cite ce passage pour illustrer sa catégorie D (oiseaux coloniaux reprise dans toutes les classifications ulterieures LORENZ n'a donc pas parlé de territoires alimentaires individuels, contrairement aux citations de plusieurs auteurs dont HINDE (1956) et, recemment CRAMP et SIMMONS (1977) : « (*N. nycticorax*) normally solitary or individual feeding territories At all times, feeds singly, establishing individual feeding territory (LORENZ 1938, VOISIN 1970) ». VOISIN ne mentionne pas non plus ces territoires, mais

seulement la chasse solitaire (parallèlement à celle en groupe), et décrit fortuitement un comportement d'attaque sur des lieux de pêche. Le statut de l'espèce est tout aussi confus en Amérique : MEYERRIECKS (*in* PALMER 1962), signale accessoirement des disputes entre oiseaux, mais précise que les aires alimentaires sont utilisées en commun (p. 478-479). Trois pages plus loin, l'espèce est pourtant considerée comme « evidently territorial on its feeding areas ». Dans une publication précédentes, MEYERRIECKS (1960 *a*) prenait cette espèce comme exemple d'espèce hautement sociale dans toutes ses activités. La territorialité alimentaire reste donc à prouver chez cette espece, considérée comme l'une des plus grégaires en toutes saisons par GÉROUDET (1978).

Bien qu'aucune etude publiée ne puisse être retenue antérieurement sur le sujet, MEYERRIECKS attribue les territoires alimentaires individuels à plusieurs autres especes de hérons coloniaux américains dans deux publications parues en 1962. La premiere est une note de vulgarisation (1962 *a*) dans laquelle il écrit : « feeding territories may me established and maintained by active defense of a large or small area, depending upon the nature of the species concerned. Each individual adopts a part of the feeding area as its own, and when an intruder of the same species appears it is promptly threatened and or attacked, with « owner » the victor in most encounters. In this way, individuals of the same species are spread out over suitable foraging areas. Such territories may be extremely small (in the case of *Butorides virescens*) or very large (*A. occidentalis*) ; they may be maintened for weeks or even for months (individual *Ardea herodias* and *A. occidentalis* watched in Florida Bay), or for a few hours during the day. Such temporary territories are very common with many individuals of most of the species we have been discussing » [10]. La deuxième publication est une synthese globale des travaux publiés sur chaque espèce américaine dans le « *Handbook of North American Birds* » de PALMER (1962), rédigée par MEYERRIECKS (1962 *b*). Quatre espèces coloniales sont considérées comme territoriales en alimentation en période de reproduction : *Egretta thula*, *Hydranassa tricolor*, *Dichromanassa rufescens*, *N. nycticorax* (cf. *supra*), et deux autres uniquement en hiver : *Florida caerulea* et *Ardea herodias* (+ *A. occidentalis*). Le but de l'ouvrage n'étant pas de démontrer, ces mentions sont très concises malgré plus de dix pages consacrées à chaque espèce :

Egretta thula : « Separate feeding territories defended » (p. 458). Dans sa thèse parue deux ans plus tôt, l'auteur ne parle pourtant pas de territoires et décrit cette aigrette comme hautement sociale y compris en alimentation, de même que KREBS (1978) et KUSHLAN (1978).

Hydranassa tricolor : « Highly territorial on feeding grounds » (p. 471) ; « rigourous defense of feeding territories noted in Florida Bay and around the laguna de la Joyos, Mexico. WIBLE (1957) commented on feeding territory disputes of this species in Florida » (p. 468). Pour HANDCOOK et

(10) Les espèces discutées sont : *Egretta rufescens*, *E. thula*. *E. caerulea*, *E. tricolor*, *E. alba*, *Ardea herodias* et *Butorides virescens*. *Ardea occidentalis* est considéré depuis MAYR (1956) comme une sous-espèce de *Ardea herodias*

Elliot (1978) cette espèce « tends to be a solitary or territorial hunter » Le texte de Wible ne concerne cependant qu'une simple distance inter individuelle.

Dichromanassa rufescens : « Feeding territories vigorously defended in Florida Bay and, according to Friedmann (1925), in Texas » (p 453) ; « Highly variable feeding behavior and vigorous defense of feeding territories (Meyerriecks 1959) ». Friedmann (1925) n'a pas décrit de territoires, mais seulement un comportement agressif de distance interindividuelle manifeste pendant 3 jours par un individu présumé être le même, et Meyerriecks n'aborde pas le thème de l'agressivité ou de la territorialité sur les zones alimentaires dans l'article mentionné, ni dans sa thèse de 1960, ne citant qu'accessoirement des disputes (p. 114) Krebs (1978) considère cette espèce comme largement grégaire en alimentation.

Florida caerulea : « separate feeding territories defended, especially during non breeding season in Florida Bay » (p. 432). « Van Tyne (1950) observed (in winter) a slaty bird persistently chase a white one, he surmised that the older bird was defending a feeding territory » (p. 437) L'observation de Van Tyne peut ne concerner qu'une distance interindividuelle. Krebs (1978) décrit cette aigrette comme grégaire.

Butorides virescens : cette espèce pose un cas particulier : « Throughout much of its range, Green Heron a *solitary nester*. In many areas, however, it nests in small groups (...). Large colonies are unusual » (p. 419). Meyerriecks a justement étudié l'une de ces localités exceptionnelles où l'espèce niche en colonie : Rulers Bar Hassock (New York). Dans cette île, « much of vast feeding areas in Jamaica Bay used in common by breeding Green Herons ». Mais l'auteur note aussi dans d'autres parties de l'île « separate feeding territories vigorously defended by some individual Green Herons ». « Such behavior was prononced near Newburg (Massachussetts), in 1954 » (p. 419) Ces données sont représentées comme extraites de la thèse de l'auteur (1960), surtout consacrée à cette espèce dans le premier site. Or, en 83 pages, on n'y trouve qu'une seule mention indirecte de territoires : « At Newbury Harbor, Massachussetts, where Green Herons defended feeding areas, crest erection on landing the feeding areas was usual » (p. 26). Aucune référence à la territorialité n'est faite sur les oiseaux de Rulers Bar Hassock. Ces derniers n'ayant pas été individualisés la pérennité, les limites des quelques cas de territoires et même la nidification effective de ces oiseaux dans les colonies proches (nidifications isolées à proximité ?) n'ont pas été vérifiées. Il semble probable que Meyerriecks parle de « territoires » pour décrire la seule observation de conflits sur les sites alimentaires. L'autre espèce *Butorides striatus* (considérée aujourd'hui comme conspécifique de la précédente par Payne et Risley 1976 et Handcook et Elliott 1978) niche par contre toujours solitairement. L'existence « supposée » de territoires alimentaires pour ce taxon (Ali et Ripley 1968, Cramp et Simmons 1977) uniquement prouvée chez la sous-espèce des Galapagos *B. s. sundevalli* (Snow 1974), n'est donc aucunement étonnante, au même titre que chez les Butors.

Ardea occidentalis : « Outside breeding season, individual feeding terri

tories vigorously defended, but during breeding season mated pairs may use same feeding grounds » (p. 386).

Ardea herodias : « Outside breeding season, individual feeding territory may be vigorously defended » (p. 398) « Known to have feeding territory in non breeding season (...). Few data on this topic » (p 402). En 1960, MEYERRIECKS décrit cette espèce comme hautement sociale en alimentation pendant la reproduction.

Cette espèce, vicariante du Héron cendré, a été largement étudiée par de nombreux auteurs, dont certains ont abordé le cas des territoires : H[illegible]EN (1967) en a simplement subodoré l'éventualité, sans fournir de preuve (un oiseau, supposé le même, vu en hivernage à 17 reprises mais sans comportement agressif)). KREBS (1974) parle du comportement territorial en hiver chez quelques individus, mais ne précise pas la pérennité des territoires. KREBS (1974, 1978), KREBS et DAVIES (1978) et DESGRANGES (1978) ne mentionnent pas de territoires au printemps et insistent au contraire sur le rôle de centre d'information alimentaire joué selon eux par la colonie (cf. § IV. C.1 e). PRATT (1980), à la suite de MARION (1976, 1979 b) et de WIENS (1976), remet en cause la démonstration de KREBS basée sur un postulat erroné, mais ne cite aucun cas d'agression ou de territorialité. MOCK (1978 *a*) rapporte que ce héron est territorial en saison des pluies aux Everglades et au Texas (mais ne le démontre pas), alors que les mêmes individus peuvent être territoriaux ou non selon les conditions, dans l'Orégon et sur les côtes californiennes (citant alors BRANDMAN (1976) et BAYER (1978)). Si l'on considère les conditions exceptionnelles d'observation du site étudié par BRANDMAN (population sédentaire, zones alimentaires sur vasière et colonie visibles du même point et incluses dans un rayon de 4 km), il ne fait pas de doute que l'auteur ait constaté la territorialité alimentaire, manifestée selon lui par les seuls mâles mais pendant toute l'année, mais l'auteur renvoie malheureusement les descriptions de ce comportement à une publication ultérieure, non parue. Par contre BAYER décrit un système hivernal spatio-temporel très voisin de celui que nous avons observé en reproduction chez le Héron cendré : il a observé près d'une colonie de hérons sédentaires (36 à 47 couples) qu'en février tous les adultes se reproduisant dans la saison suivante (mars à septembre) tenaient des territoires alimentaires individuels (superficie moyenne 8,4 ha) Lors des comptages d'octobre et de décembre, les territoires étaient plus nombreux qu'en février, 14 à 20 % étant tenus par des juvéniles, mais 90 % de ces derniers disparaissaient en cours d'hiver (contre 20 à 30 % pour les adultes). Les oiseaux territoriaux allaient aussi se nourrir non territorialement sur d'autres zones, défendues ou pas, et certains individus, notamment les jeunes émancipés, s'alimentaient non territorialement sur des zones aléatoires. Certains oiseaux gardèrent le même territoire pendant plusieurs années. Certaines de ces données, malheureusement présentées par l'auteur d'une manière trop succincte par rapport à leur grand intérêt théorique, paraissent cependant assez peu convaincantes : l'auteur affirme en effet avoir pu reconnaître individuellement 64 oiseaux la première année et 65 la seconde, chacun pendant plusieurs mois voire plusieurs années, sans procéder à des marquages, se fiant

uniquement aux patterns de mues et à quelques malformations osseuses. Or l'appréciation du plumage gris et blanc est très dépendante de la luminosité et des conditions générales d'observation, et la mue, variable selon les mois, ne permet pas de reconnaître un oiseau très longtemps. Les adultes reproducteurs ont, sauf cas exceptionnels, un plumage semblable, au point qu'il est généralement impossible chez les Ardeides de reconnaître les oiseaux d'un même couple sans l'observation des comportements sexuels sur le nid. De plus, la fréquentation des territoires décrits par BAYER, possible uniquement à marée basse, ne permettait pas de suivre en permanence ces oiseaux. Enfin, bien que l'auteur signale l'existence de territoires pendant toute l'année, il ne fournit aucune information sur leur présence en période de reproduction. Ces points rendent souhaitable une démonstration plus détaillée de ce travail dont les conclusions paraissent hors de proportion avec la simple méthode d'observation directe sans marquage vérifiable à distance, méthode dont les limites ont été soulignées par tous les auteurs ayant jusqu'ici travaillé sur le comportement des hérons coloniaux.

La référence la plus citée et démontrant parfaitement la territorialité concerne *Egretta sacra* en Australie Dans un travail préliminaire sur le comportement alimentaire de cette espèce, RECHER et RECHER (1972) avaient remarqué que quelques « individuals appear to use the same parts of the reef each day and some defend foraging territories » Dans un travail consacré à ce comportement, RECHER (1972) a pu observer en détail pendant un mois 5 individus reconnaissables chassant sur un même récif près de la colonie comptant 400 individus : 4 étaient en plumage nuptial, deux d'entre eux occupant un territoire individuel et les deux autres, appartenant au même couple, défendant un territoire commun. Le cinquième, en plumage non reproducteur, se nourrissait sur le territoire du couple précédent où il avait réussi à se faire tolérer. Ces territoires n'étaient pas systématiquement défendus, d'autres aigrettes (jusqu'à 5 individus en plus des occupants habituels) ont été vues sur le territoire du couple à certains moments Seuls les oiseaux du couple se reproduisaient d'une manière certaine dans la colonie. RECHER attribue ces observations de territorialité à la difficulté d'alimentation sur les récifs du lieu d'étude Pour lui, ce comportement reste exceptionnel puisqu'il signale n'avoir pu observer de défense territoriale lors d'une étude comparative des Ardeidés américains qu'en trois occasions seulement, toutes aux Everglades (un *Ardea herodias* et 2 *Egretta caerulea* en plumage nuptial (reproducteurs ?), avant chacun défendu un territoire au delà d'une semaine). Notons cependant que pour HANDCOOK et ELLIOTT (1978), *Egretta sacra* est d'ailleurs « seldom gregarious thought colonial nesting has been recorded (in three localities). The species is rather strongly territorial ».

En 1977, un autre ouvrage de synthèse bibliographique, cette fois sur le Paléarctique ouest (CRAMP et SIMMONS) cite la territorialité alimentaire comme règle générale chez trois espèces coloniales *N nycticorax*, *Ardeola ralloides* (« Throughout year, mostly feeds individually, defending small feeding territory against conspecific »), *Egretta gularis* (« at all times of year feeds alone (.) each individual maintaining feeding territory »), et

l'exception (surtout en hiver) chez *Ardea cinerea* (cf. *supra*). Cette opinion se base pour *N. nycticorax* sur des erreurs d'interprétation (cf. *supra*), et pour *Ardeola ralloides* et *Egretta gularis* sur des observations inédites de MURTON, qui ne fournit malheureusement pas d'autres précisions. Le texte d'introduction commune aux Ardéidés apparaît néanmoins contradictoire : « most species solitary feeders, some territorially (...). *When breeding, both colonial and solitary species typically defend nest site only* ».

Cette dernière opinion concerne en particulier *Egretta alba* (= *Casmerodius*). Selon MURTON (*in* CRAMP et SIMMONS 1977), « nominate race does not appear to establish individual feeding territories ». MEYERRIECKS (*in* PALMER 1962) ne citait qu'une agressivité vis-à-vis des espèces de hérons plus petites, uniquement près de la colonie, caractérisant cette espèce de « Highly gregarious in all seasons » (p. 414) (cf. aussi MEYERRIECKS 1960 *a*). C'est aussi l'avis de STONER (1941), de KREBS (1978) et de KUSHLAN (1978), ce dernier la citant comme l'une des trois espèces de hérons américains largement grégaires en alimentation. Des concentrations atteignant 80 à 100 individus ont également été notées à Trinidad (FFRENCH 1973) et en Malaisie (MEDWAY et WELLS 1976). Par contre, pour BANNERMAN (1957), cette aigrette se nourrit en Europe le plus souvent solitairement. En Afrique du Sud, TOMLINSON (1976) signale que ces aigrettes quittent la colonie par 2 ou 3 mais qu'arrivées sur les zones alimentaires elles se séparent et chassent isolement : « here, they become highly territorial and aggressive toward each other and even to others wading species ». L'auteur ne précise pas la pérennité ni les limites de ces « territoires ». MOCK (1978 *a*) signale aussi que les Grandes Aigrettes « are usually highly territorial in Texas. Each bird hunts alone and flies to intercept any conspecifics that encroach within approximately 100 m ». La pérennité n'est pas non plus précisée : HANDCOOK et ELLIOTT (1978), citant SEIBER (1951), se contentent d'indiquer que cette espèce « has the reputation of beeing a rather solitary and territorial feeder ».

L'existence de conflits sur les zones alimentaires a été signalée chez de nombreuses espèces. Aux U.S.A., CUSTER et OSBORN (1978) ont suivi en avion, uniquement entre le départ des oiseaux de la colonie et leur arrivée sur leur premier site d'alimentation (situé en moyenne entre 1 et 5 km), des individus non marqués appartenant à 9 espèces de hérons. Les individus de cinq d'entre elles volaient et se nourrissaient généralement seuls. Parmi ceux-ci, certains chassaient leurs congénères en arrivant sur les sites d'alimentation, ou étaient chassés par ceux qui étaient déjà présents, mais ces conflits étaient très peu nombreux : respectivement 2 % (oiseaux déjà en place chassés par l'arrivant) et 3 % (oiseaux en place chassant l'arrivant) des individus suivis chez *Egretta alba*, 0 % et 3 % chez *E. thula*, 1 % et 5 % chez *Hydranassa tricolor*, 9 % et 0 % pour *N. nycticorax* et aucun chez *Florida caerulea*. Le simple suivi de ces oiseaux sur le seul trajet de la colonie au premier site d'alimentation, sans suivi ultérieur, ne permet cependant pas de dire s'il s'agit de comportements d'espacement ou de comportements territoriaux. L'hypothèse d'une utilisation répétée de ces sites, avancée par les auteurs, n'est pas non plus démontrée. Quelques rares cas de disputes et de poursuites chez des oiseaux en

groupe ont également été signalés chez *Egretta garzetta* en Europe (MEES 1950, VOISIN 1976), espèce réputée hautement grégaire en alimentation notamment en Camargue (VALVERDE 1956, VOISIN 1976, HAFNER 1977, GÉROUDET 1978, HAFNER *et al.* 1982). Cette aigrette chasse par contre solitairement près du lac de Grand-Lieu, manifestant un comportement agressif systématique envers ses congénères (MARION obs. pers.), mais la pérennité de cette défense sur un même site n'a pu encore être démontrée. Chez une espèce voisine, *E. intermedia*, HANDCOOK et ELLIOTT (1978) signalent, d'après HENRY (1971) une tendance des individus se tenant en groupe à se séparer pour chasser territorialement en eau peu profonde, mais se regroupant pour alarmer ou rejoindre le dortoir ; la territorialité n'est cependant pas prouvée.

Le Garde Bœufs *Bubulcus ibis*, l'Ardéide colonial réputé comme le plus grégaire en alimentation (MEYERRIECKS 1960 *a*, BLAKER 1969, SIEGFRIED 1971 *a*, 1971 *b*, 1978, HAFNER 1977, CRAMP et SIMMONS 1977, KREBS 1978, KUSHLAN 1978, GÉROUDET 1978), a lui aussi été cité comme possédant des « territoires alimentaires », soit mobiles (périmètre immédiat autour d'un bovin) soit statiques (source abondante de nourriture) (MEYERRIECKS 1960 *b*, 1962 *a*, 1962 *b*, GRUBB 1976, WOOLFENDEN *et al.* 1976). Il s'agit dans tous les cas de distance interindividuelle, basée notamment sur la hiérarchie des individus au sein du groupe. D'ailleurs, pour MEYERRIECKS (1962 *a*), chaque oiseau « change territories repeatedly during the day, favoring the mammals that moves at a steady grazing place ». Le travail de WOOLFENDEN *et al* (1976) concerne uniquement un groupe de 25 oiseaux migrateurs se disputant de rares insectes sous un même arbre, pendant 1 h 40 mn d'observation les plus agressifs réussissant à éloigner leurs congénères au delà de 1,30 m.

Citons enfin la synthèse mondiale remarquablement détaillée de KUSHLAN (1978). Dans la partie consacrée à la territorialité alimentaire, l'auteur généralise à l'ensemble des « Wading birds » le comportement territorial, en décrit les traits généraux et lie ce comportement aux conditions alimentaires présentes au moment considéré (notion de coût et de bénéfice). En fait, KUSHLAN n'appuie sa synthèse que sur les travaux de LORENZ 1938, NOBLE *et al.* 1938, MEYERRIECKS 1962 *a*, HEDREN 1967, RECHER et RECHER 1972, SNOW 1974, WOOLFENDEN *et al.* 1976, dont nous avons vu qu'aucun, hormis RECHER (1972), n'a prouvé la territorialité alimentaire chez des oiseaux coloniaux. La distinction n'est pas faite entre espèces coloniales et espèces solitaires en reproduction. D'autre part, plusieurs points semblent montrer que l'auteur confond la territorialité et la distance interindividuelle, liant alors la première à la taille de l'espèce et à l'âge des individus, paramètres pourtant uniquement démontrés pour la seconde. D'autres caractéristiques attribuées à la territorialité n'ont jamais été véritablement démontrées. Dans une précédente publication, KUSHLAN (1976) donne d'ailleurs une définition du territoire qui correspond effectivement à la simple distance interindividuelle : « all species except *White Ibis, Wood Stork* and *Little Blue Heron* (*Hydranassa tricolor*) maintained both *inter and intraspecific feeding territories, i.e. individual distance, while feeding in the aggregation* ».

3 - Conclusion sur les références bibliographiques concernant la territorialité alimentaire des hérons coloniaux

Cette revue montre qu'il paraît prématuré de généraliser le système d'organisation spatiale du domaine alimentaire observé chez le Héron cendré en reproduction à l'ensemble des Ardéidés coloniaux, en l'absence d'éléments probants chez les autres espèces coloniales, et des variations de définitions données selon les auteurs au mot territorialité, répandues d'ailleurs bien au-delà de la littérature sur les Ardéidés (cf. revue dans Brown et Orians 1970). En dehors de Recher (1972), les trois conditions requises par Brown et Orians pour démontrer la territorialité n'ont pas été réunies dans les autres travaux sur l'alimentation des hérons coloniaux [illegible]ement reproducteurs. La plupart (35 sur 48, portant sur 15 espèces) démontrent qu'un simple maintien de distance interindividuelle, c'est-à-dire la défense d'un rayon minimum plus ou moins constant autour de l'individu quel que soit son emplacement, et non la défense d'une zone fixe, ce qui est très différent (Conder 1949, Hediger 1953, Brown et Orians 1970, Goss-Custard 1970, Wallace 1973, Krebs 1974) : dans le cas de la territorialité, deux individus voisins peuvent se tolérer à quelques centimètres à condition d'être chacun de part et d'autre de la limite séparant les deux territoires, alors que dans l'autre cas une telle proximité est impossible. Cette distance interindividuelle minimale, parfois interprétée comme territoire mobile, a été observée chez la quasi-totalité des Vertébrés, même les plus grégaires, notamment par forte densité (Watson et Moss [illegible]). Il n'y a pas forcément de différence de nature dans les comportements agressifs manifestés dans ces deux situations : Recher (1972) signale par exemple les mêmes types de conflits entre individus territoriaux et non territoriaux chez *Egretta sacra*, l'agressivité des seconds n'ayant alors qu'un simple rôle d'espacement, très différent de l'appropriation territoriale. De même, la chasse solitaire de beaucoup de hérons, accompagnée ou non d'agressivité, peut très bien n'être que la situation extrême de cette distance interindividuelle, et inversement la grégarité peut être dans certain[s cas] une territorialité de groupe (Lorenz 1938, Nice 1941, Hatch 1966, Emlen [illegible] Brown 1978). Concrètement, la mise en évidence de la territorialité implique des oiseaux individuellement reconnaissables sur une période suffisamment longue. Dans le cas des hérons coloniaux, où les déplacements peuvent être considérables à partir du nid, un marquage repérable à distance (badge, bague, et même radio-tracking dans le cas de zones alimentaires multiples), est indispensable en dehors de quelques cas exceptionnels. Un tel marquage n'a pas été effectué par les auteurs cités dans l'analyse précédente. La complexité de l'organisation sociale des hérons coloniaux sur les zones alimentaires est telle que son étude basée sur des oiseaux anonymes paraît inévitablement génératrice de mauvaises interprétations. La fréquentation continuelle de certains postes de l'environnement ne prouve par exemple aucunement qu'il s'agisse du même oiseau, car tous les individus d'une même espèce sont en général attirés par les mêmes éléments de cet environnement. Cela s'observe, outre chez les hérons (obs

pers), chez les espèces territoriales de type A où les individus de plusieurs générations peuvent occuper les mêmes sites de nidification, de postes de chant ou d'alimentation, donnant l'illusion d'avoir affaire au même oiseau (LACK 1943). La durée d'observation est également primordiale : il existe probablement peu d'espèces où les individus changent continuellement de zones alimentaires, notamment en reproduction. Même chez les espèces non territoriales, on observe plutôt une tendance à fréquenter sur des périodes plus ou moins longues certains sites définis (BAILEY 1963, MORRIS et BLACK 1981), tant que la nourriture ou les conditions de sécurité y sont présentes. Cet attachement individuel à un site s'observe même chez des oiseaux se tenant en groupe de plusieurs milliers d'individus en hivernage (Sarcelles *Anas crecca :* TAMISIER et TAMISIER 1981).

Les descriptions de territorialité alimentaire, tout comme les analyses de ses facteurs écologiques (ces dernières essentiellement basées sur des travaux menés sur d'autres familles, territoriales de type A comme les Parulidés), ont donc été souvent anticipées jusqu'à présent chez les hérons coloniaux, même s'il est probable que les travaux futurs puissent confirmer ces hypothèses. La diversité des situations observées chez certaines espèces (ex : *Ardea cinerea, A. herodias, Egretta alba.*) montre néanmoins la nécessité d'analyser ce problème à l'échelle des populations locales plutôt qu'à celle des espèces ou des groupes d'espèces Signalons également que ces nombreuses citations ne doivent pas faire oublier qu'elles restent exceptionnelles dans la littérature consacrée à cette famille : CURRY-LINDAHL (1971 dans sa révision de la systématique des Ardéidés portant sur l'observation personnelle de 42 espèces sur tous les continents et portant notamment sur les comportements sur les zones d'alimentation, ne fait aucune mention de cas de territorialité. HANDCOOK et ELLIOTT (1978), dans leur atlas des hérons du monde, considèrent aussi ces oiseaux comme typiquement grégaires en alimentation, sauf rares exceptions.

B. — Les implications socio-biologiques de la territorialité alimentaire chez le Héron cendré

1. — HYPOTHÈSE SUR L'ÉVOLUTION DE LA « COLONIALITÉ TERRITORIALE »

Le cas du Héron cendré ne correspond à aucune des catégories territoriales reconnues jusqu'à présent dans les classifications des types de territoires. Il constitue en effet un cas intermédiaire associant la catégorie D de NICE (colonie) à la catégorie 5 de DORST (1971), celle-ci illustrant le cas particulier d'un nombre très restreint d'espèces (cf. WELTY 1962), non envisagé par NICE, et qui possèdent simultanément deux types de territoires séparés dans l'espace et défendus avec la même vigueur, l'un réservé à la nidification, l'autre à la recherche de la nourriture (cas d'un pinson *Ammospiza maritima*, et du Merle de roche *Monticola saxatilis*). Cette nouvelle catégorie (nidification coloniale associée à une alimentation sur un territoire individuel géographiquement séparé), illustrée par le Héron

cendré, l'Aigrette des récifs et probablement d'autres hérons coloniaux, semble correspondre à certains Recurvirostridés. Récemment, Stanescu (1977) a décrit chez *Recurvirostra avosetta* en Roumanie un système social identique : chaque couple de la colonie maintient un territoire limité au nid, et un second territoire alimentaire sur la lagune proche. Tous les individus peuvent néanmoins se nourrir sur une zone commune où les conditions trophiques semblent différentes de celles des territoires des couples. Mais le cas des avocettes est un peu différent et montre toutes les transitions entre la territorialité et la colonialité, permettant d'illustrer l'évolution possible du système territorial des hérons : les avocettes ne sont pas toujours coloniales et lorsqu'elles le sont, ce système reproducteur est considéré comme « colonie lâche » (Lack 1968) ou comme « semi-colonial » (Gibson 1971). Les territoires alimentaires ne sont pas partout présents, et sont en outre très divers : chez *R. americana*, Gibson (1971) décrit deux cas : si les nids sont loin de la lagune d'alimentation, chaque couple n'établit qu'un territoire alimentaire dans celle-ci et le nid semble n'être pas défendu contre les congénères ; si les nids sont proches de la lagune, chaque couple établit un territoire alimentaire autour du nid, englobant une portion de lagune (type A de Nice), et peut simultanément occuper un second territoire dans une autre lagune ; par contre, Hamilton (1975) note que les individus d'une colonie se nourrissent sur une zone alimentaire commune. A la différence des hérons (excepté peut-être *Egretta sacra*), ces territoires, lorsqu'ils existent, sont tenus par le couple et ne dépassent pas le stade de l'incubation. Les jeunes avocettes étant nidifuges, chaque famille abandonne dès la naissance des jeunes le nid pour se rendre sur des zones alimentaires parfois éloignées. Sur ces zones, elles peuvent établir des territoires familiaux géographiquement fixes (Adret 1981 pour *R. avosetta* en France), ou mobiles autour de la nichée selon ses déplacements (Gibson 1971 pour *R. americana*), ou même s'alimenter en groupes (Hamilton 1975). Ces stratégies semblent reliées aux conditions du milieu, avec pour contrainte les impératifs biologiques des Récurvirostrides : nourrissage en milieu aquatique nécessitant la construction du nid en milieu terrestre. Lorsque les îlots permettent un éparpillement des nids, et que les lagunes sont restreintes, les avocettes sont territoriales et groupent beaucoup moins leurs nids. Lorsque les îlots tranquilles sont rares, les nids sont regroupés en colonies « forcées », mais la territorialité alimentaire subsiste. Cette dernière ne disparaît qu'en présence de très vastes lagunes aux ressources spatio-temporelles plus aléatoires mais abondantes (vasières intertidales par ex.). Ce schéma est semblable à celui observé chez les hérons, dont le comportement semble cependant moins plastique : au cours de l'évolution, ils auraient été contraints de regrouper leurs nids dans des zones inaccessibles aux prédateurs (marais ou grands arbres), les zones alimentaires ne procurant pas de sécurité suffisante (Lack 1954 *a*, 1968, Marion 1976, 1979 *b*, Burger 1978 *a*, 1981). Mais les contraintes biologiques particulières des hérons (anatomie, type de proies, besoins alimentaires et vitesse de croissance) impliquent obligatoirement, à la différence des avocettes, des nichées nidicoles, le type nidifuge étant pour eux incompatible avec l'existence de colonies importantes (Marion

1979 *a*), ceci implique donc des territoires alimentaires tenus pendant toute la durée de l'élevage de la nichée, plus vastes et plus éloignés de la colonie que dans le cas des avocettes, et non rejoignables à pied par la nichée. Leur éloignement expliquerait le remplacement des territoires de couples par des territoires individuels pour des raisons de non communication de l'emplacement de ces zones en cas de territoires très éloignés du nid.

2. — La révision du concept de colonialité chez les oiseaux

Le cas théorique d'une colonie reproductrice associée à une territorialité individuelle alimentaire n'a pas été jusqu'à présent envisagé en sociobiologie d'oiseaux. La nidification coloniale est ainsi synonyme d'alimentation grégaire systématique (Howard 1920, Mayr 1935, Lorenz 1938, Nice 1941 Amstrong 1947, Mayaud 1950, Lack 1954 *b*, Hinde 1956, Bock 1956, Tinbergen 1957, Deramond 1959, Wynne Edwards 1962, 1966, Brown 1964 1969, 1973, Crook 1965, 1970, Horn 1968, Schoener 1968, Brown et Orians 1970, Wilson 1975, Bertram 1978, Andersson et Gotmark 1980) ou s'exerçant tout au moins sur des zones neutres en cas de recherche relativement solitaire de la nourriture, ce dernier comportement étant considéré comme une entorse à la colonialité (Lack 1966, Ward et Zahavi 1973, Krebs 1978). Les travaux de synthèse s'appuient par conséquent sur cette interprétation comme la démonstration de Crook (1965) sur la relation existant entre les comportements alimentaire et reproducteur de la plupart des familles d'oiseaux : la reproduction en colonie ne peut se faire que si le milieu environnant est riche, sous peine de surexploitation et d'épuisement rapide des ressources près de la colonie due à l'interférence alimentaire des individus entre eux. Autre synthèse, celle de Schoener (1968) pour qui la répartition territoriale permet un système de régulation des populations non applicable aux nicheurs grégaires.

Les deux stratégies d'espacement (territoriale et coloniale) ont été opposées l'une à l'autre non seulement entre espèces, mais aussi au sein d'une même espèce, mais alors à des stades ou des moments différents (Lack et Lack 1933, Fisher 1954.) Brown et Orians (1970) ont cependant fait remarquer qu'il fallait considérer la territorialité et la colonialité comme deux extrêmes d'un même continuum, et non pas comme deux systèmes irrémédiablement opposés. Mais ils n'ont pas envisagé le cas où ces « extrêmes » pouvaient être simultanément présents chez un même individu, citant seulement le cas de certaines espèces où l'une des stratégies peut remplacer l'autre, par exemple, *Larus argentatus*, normalement colonial, est solitaire et territorial sur les lacs canadiens pauvres en nourriture (Wynne Edwards 1962) ; *Stercorarius parasiticus* est normalement solitaire et territorial sur les zones terrestres où il se nourrit de lemmings et colonial lorsqu'il se nourrit en mer, zone indéfendable (Lack 1968 Andersson et Gotmark 1980).

Le cas du Héron cendré montre la nécessité d'une reconsidération d'au moins certaines des implications attribuées à la nidification coloniale

notamment celles concernant la répartition spatio-temporelle de la nourriture et l'évolution des systèmes colonial et territorial (WIENS 1976).

3. — IMPLICATIONS DE LA « COLONIALITÉ TERRITORIALE » SUR LA RÉGULATION DES POPULATIONS DE HÉRONS

a - L'enjeu théorique représenté jusqu'à présent par le Héron cendré

La territorialité alimentaire du Héron cendré en période de reproduction semble résoudre une énigme posée pour la première fois par LACK en 1945. L'étonnante stabilité de la population anglaise, dont les fluctuations ne dépassent pas le seuil maximal de 4 500 couples et le seuil minimal égal à la moitié du précédent (STAFFORD 1971), et ce depuis les premiers recensements annuels en 1928 (cf. Introduction), intriguait beaucoup ce dynamicien. En 1954, considérant que les grandes colonies se trouvaient dans les zones de grands marais (Hollande) alors que les régions de marais peu étendus n'abritaient que de petites colonies (Angleterre, cf. § IV C.2), il en concluait que la quantité de nourriture devait déterminer la taille et la localisation des colonies. Mais, constatant qu'il n'existait aucune preuve de territoires alimentaires individuels chez les hérons, ils ne parvenaient pas à expliquer le mécanisme régulateur des colonies (cf. Introduction). Finalement, après avoir également rejeté l'idée d'une défense collective d'un territoire commun, LACK proposait dans deux publications (1954 *b*, 1966) l'hypothèse selon laquelle la régulation de la taille et de la répartition des colonies de hérons serait assurée d'une part par le retour systématique des adultes dans la colonie où ils ont précédemment niché et, d'autre part, par la fréquentation des colonies par les immatures non reproducteurs dès l'année précédant leur première nidification. Ces derniers ne se reproduiraient l'année suivante qu'après y avoir trouvé de bonnes conditions alimentaires lors de la première année, comportement issu de la sélection naturelle et profitable aux immatures eux-mêmes. Dès lors, LACK prenait le Héron cendré comme l'un des exemples de l'inutilité de la territorialité chez les oiseaux en tant que mécanisme de régulation de la densité : « (The dispersion of species of birds when breeding) was formerly attributed to territorial behaviour (HOWARD 1920), but there are grave objections to this view. (.) a rather even dispersion for breeding is characteristic not only of territorial but also of colonial species, such as the Heron *Ardea cinerea* » (LACK 1954 *c*). Il rejetait naturellement l'hypothèse de WYNNE EDWARDS (1962) pour qui la régulation numérique des colonies de hérons est assurée par un comportement épidéictique, manifesté par les pré-rassemblements d'adultes près des colonies dans les jours ou les semaines précédant immédiatement leur installation dans la colonie (cf. § III. C.2 c). Ces deux théories n'ont jamais été prouvées.

b - Le débat actuel sur les implications théoriques de la territorialité chez les oiseaux

Depuis HOWARD (1920), le rôle de la territorialité dans la régulation des populations a suscité une littérature remarquablement abondante et

controversée, certains auteurs défendant plus ou moins farouchement cette idée (NICE 1941, STEWART et ALDRICH 1951, HENSLEY et COPE 1951, KLUYVER et TINBERGEN 1953, ALLÉE 1954, KALELA 1954, ODUM 1959, TINBERGEN 1957, CARPENTER 1958, GLAS 1960, WYNNE EDWARDS 1962, 1966, ROWAN 1966, MAC ARTHUR et CONNELL 1966, WATSON et JENKINS 1968, FRETWELL 1969, MCNEIL 1969, COLLIER *et al.* 1973, RICKLEFS 1973 *a*,), d'autres n'accordant au comportement territorial qu'un simple rôle d'espacement interindividuel (LACK et LACK 1933, LACK 1943, 1954 *b*, 1964, 1966, 1968, HINDE 1956, JOHNSTON 1961, CODY 1971). BROWN (1969) puis WATSON et MOSS (1970), dans une revue exhaustive sur le sujet, ont conclu que peu de cas montraient indubitablement l'évidence d'une limitation de la densité de reproducteurs comme effet direct du comportement territorial. Inversement, VERNER (1975) a rejeté cette conclusion en arguant que cette limitation était très largement admise en dynamique de populations d'oiseaux mais qu'elle était difficilement établie en raison de sa complexité De l'avis même de BROWN (1969), le problème des populations « flottantes » d'adultes inemployés dans la reproduction oblige à admettre qu'au moins chez certaines espèces la territorialité limite la densité des reproducteurs. Depuis BROWN, plusieurs auteurs ont approfondi ce dernier point (HOLMES 1970, KLUYVER 1970, BLONDEL 1971, KREBS 1971, VON HAARTMAN 1971, CHARLES 1972, KLOMP 1972, THOMPSON et NOLAN 1973, KNAPTON et KREBS 1974, MANUWAL 1974, MAYNARD SMITH 1974, THOMPSON 1977, SPRAY 1978, VINES 1979, WESOLOWSKI 1981), malgré l'extrême difficulté de cette démonstration (VERNER 1977) Selon PATTERSON (1980), « there is a considerable evidence, from removal experiments and from the addition of ressources, that territorial behaviour can and does limit population density ». Cette opinion est aujourd'hui très largement admise dans les synthèses sur la territorialité ou la régulation des populations (FRETWELL 1972, KREBS 1972, KLOMP 1972, WALLACE 1973, BLONDEL 1975, WILSON 1975, EBLING et STODDART 1977, DAVIES 1978, NEWTON 1980) Plusieurs auteurs attribuent même un rôle régulateur très important aux proportions d'adultes réellement reproducteurs (GADGIL 1971, GURNEY et NISBET 1975) particulièrement chez les espèces longévives (LEBRETON 1980).

Les territoires alimentaires individuels peuvent donc bien constituer dans leurs effets le mécanisme principal de limitation de la taille maximale des colonies de Hérons cendrés, en rapport avec les conditions trophiques du milieu. Mais la mise en évidence de ces territoires ne suffit pas à démontrer ce mécanisme Plusieurs auteurs ont récemment insisté sur le fait que le comportement territorial ne peut limiter une population sur un site donné que si la taille du territoire ne peut descendre en-deçà d'une certaine limite (cf. DAVIES 1978), car dans le cas contraire rien n'empêche les nouveaux prétendants de s'installer et le comportement territorial ne joue plus alors qu'un simple rôle d'espacement des individus. Chez le Heron cendré, la taille relativement homogène des territoires des oiseaux radio-équipés et l'éloignement moyen relativement grand des autres individus observés sur l'ensemble du domaine vital de chaque colonie (MARION 1979 *b*) semblent bien traduire l'existence d'une telle taille limite. Le fait que chez cette espece les deux types de territoires (nidification et alimentation) soient séparés prouve bien la nécessité de défendre individuelle-

ment une certaine zone pour se nourrir : on imagine mal que celle-ci ne puisse pas avoir une taille minimum sans perdre du même coup sa seule raison d'être, contrairement aux territoires de type A où les rôles sont multiples. Cependant, DAVIES (1978) rappelle que l'existence d'une taille limite ne signifie pas que la fonction du comportement territorial soit de limiter la population, mais simplement que cette limitation est une des conséquences de ce comportement, lui-même issu d'une sélection effectuée dans un autre contexte à l'échelle individuelle. La querelle des décennies passées sur le rôle du territoire apparaît aujourd'hui vaine, pour deux raisons : d'une part, il est illusoire de vouloir donner une seule fonction au territoire, les facteurs ultimes de la territorialité n'étant pas les mêmes pour toutes les espèces (HINDE 1956). D'autre part, dire que la territorialité *joue un rôle* dans la régulation des densités ne signifie pas qu'elle *ait pour rôle* cette régulation. Pour avoir énoncé l'action évidente de la territorialité par la seconde formulation, WYNNE EDWARDS (1962) et ses prédécesseurs ont provoqué une réaction justifiée de nombreux biologistes rejetant ainsi l'idée d'une sélection de groupe, prise dans le sens souligné par BROWN (1966) « d'inter-population selection » par opposition à « individual selection » (O'DONALD 1963, CROOK 1965, LACK 1966, BROWN et ORIANS 1970, WIENS 1971, WILLIAMS 1975, MAYNARD-SMITH 1976, 1978, VERNER 1977, EMLEN 1978, DAVIES 1978), qu'il convient de distinguer de l'altruisme et de la « Kin selection », largement admis (cf. SOUTHWOOD 1977, KREBS et DAVIES 1978). Sans prendre parti dans le débat sur la sélection de groupe, qui conserve quelques défenseurs (cf. FRY 1975, PARRY 1975), rien ne permet donc de rejeter l'idée que les facteurs sociaux peuvent concourir à maintenir une population à un niveau optimal en deçà du niveau maximal théorique permis par la quantité réelle de nourriture disponible, permettant dans les faits « aux populations de conserver une certaine marge avant la limite d'une surpopulation ou d'une surexploitation du milieu » (DORST 1971), car si cette marge n'existait pas, ce seraient les ressources elles-mêmes qui seraient limitantes (WATSON et MOSS 1970, PATTERSON 1980).

c - L'hypothèse de la régulation des populations de hérons par la « colonialité territoriale »

c1. — *Cadre général.*

Chez le Héron cendré, il est vraisemblable que la territorialité alimentaire s'est mise en place pour des raisons alimentaires (« ultimate determinant », cf. WILSON 1975 pour le rôle alimentaire des territoires), tant en raison du comportement de chasse au guet dont l'efficacité diminue avec la présence d'autres hérons dans un rayon trop proche (WARD et ZAHAVI 1973), sauf si les proies sont très abondantes, que pour des raisons d'appropriation du stock de proies permettant son « contrôle » sur toute la saison de reproduction (adaptation de l'oiseau aux caractéristiques du territoire, à la localisation et au rythme d'activité des proies, cf. HINDE 1956). Mais ce comportement contribue aussi à limiter le nombre d'oiseaux (« proximate determinant »). On peut émettre l'hypothèse suivante de

régulation des colonies de Hérons cendrés : chaque colonie augmenterait progressivement, de sa naissance à la stabilisation de ses effectifs X années plus tard, la taille de son domaine vital par addition successive de territoires alimentaires individuels d'oiseaux reproducteurs, jusqu'à une certaine limite (rayon moyen de 25 km, cf. § IV. C.2) au-delà de laquelle les contraintes énergétiques atteindraient un seuil incompatible avec l'élevage d'une nichée (MARION 1976). Le choix d'un territoire ou son rejet s'effectuerait en fonction de deux éléments. *a*) le bilan « gain en ressources alimentaires » moins « coût énergétique pour la défense du territoire contre les intrus » (cf. BROWN 1964, KUSHLAN 1978) ; le coût d'installation du territoire peut être considérablement plus grand que celui de sa défense ultérieure (cf. PATTERSON 1980), et semble même chez le héron être dissuasif quel que soit le gain, lorsque la zone est déjà fortement occupée (cf § IV. C.1e, cas des décharges de poissons) ; *b*) son éloignement de la colonie (coût énergétique du vol mais aussi diminution du coût énergétique de défense, cf. § IV. C.1 c4-5) :

CHOIX D'UN TERRITOIRE	=	coût énergétique des vols entre colonie et territoire	+	coût d'installation puis défense ultérieure du territoire	<	gain énergétique autorisé par le territoire permettant une alimentation "garantie" de l'adulte pendant 3 mois et d'une demie nichée pendant 2 mois

La territorialité n'exercerait cependant un rôle de limitation que lorsque le seuil de saturation du milieu par les territoires serait atteint (fig. 17) En-deçà, les fluctuations de la population obéiraient essentiellement aux taux de survie annuels des adultes et à la proportion des adultes se reproduisant effectivement (MARION 1980 *b*) La répartition et donc l'espace-

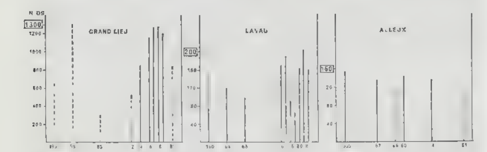


Fig 17. — Trois exemples de seuil d'équilibre entre l'effectif de la colonie et les potentialites du milieu · Grand-Lieu, Lavau (Loire-Atlantique) et Les Alleux (Ardennes).

ment des colonies entre elles feraient appel au hasard de la nidification du couple fondateur de chaque colonie, puis par la suite à des raisons historiques (tradition) et à la notion d'indicateur biologique de sécurité (MARION 1976, 1976 *b*, 1980 *a*, cf § IV. C 2). Ainsi, si une région non encore occupée offre beaucoup de sites potentiels pour l'installation de colonies, on peut assister à la naissance de colonies multiples dans un faible rayon ;

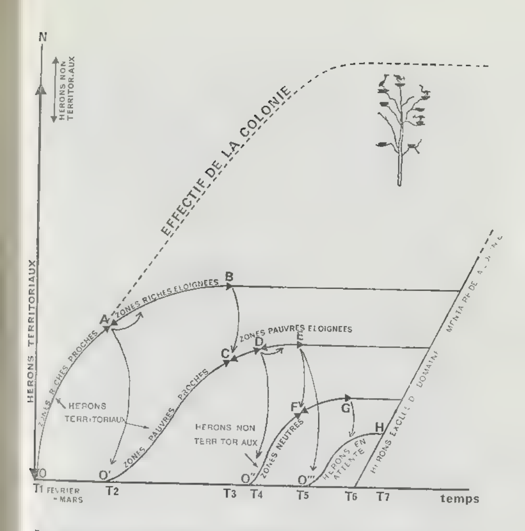


Fig 18 — Modèle de limitation de l'effectif des colonies de hérons par la territorialité alimentaire, admettant une taille minimale des territoires

Le modele reprend celui de Brown (1969), sur les passereaux, stipulant que les premiers oiseaux arrivés occupent l'habitat pauvre, finalement les derniers oiseaux ne trouvent plus d'espace vacant et constituent une population flottante sans territoires individuels (« Buffer effect »). Notre modèle y ajoute les notions supplémentaires d'éloignement entre la colonie et le territoire alimentaire, de zone communautaire neutre, de population émigrante et de passage anticipé à la catégorie suivante pour certains individus impliquant une notion de choix (cf Fretwell 1974), et d'une résistance grandissante des territoires à une compression de leurs limites en fonction de leur densité (analogie au disque de caoutchouc de Howard 1920), matérialisée par des courbes asymptotiques (cf Patterson 1980) et non par des droites comme le modèle de Brown. Le modèle prévoit aussi la stratégie non territoriale pour certains reproducteurs, qui s'inscrit entre les reproducteurs territoriaux, majoritaires, et la population flottante d'oiseaux en attente, précédant la population exclue. Les paramètres utilisés sont la chronologie des arrivées, la surface des milieux alimentaires riches et pauvres, leur éloignement, l'équilibre hormonal et le statut hiérarchique des individus, enfin les choix individuels différents face à une même situation (explication dans le texte).

au fur et à mesure de leur croissance ultérieure, deux solutions peuvent apparaître : soit une croissance identique de toutes les colonies conduisant à une taille supérieure limite relativement faible pour chacune lorsque l'environnement est saturé ; soit une croissance plus rapide de certaines d'entre elles et la stagnation, le déclin ou la disparition des autres, par transfert des couples vers les colonies les plus performantes pour des raisons de sécurité face aux prédateurs et à l'Homme, ou de taux de survies supérieurs. La première voie s'observe dans les régions où les hérons sont peu dérangés et où l'environnement alimentaire est homogène la seconde s'observe dans les régions de persécution par l'Homme ou de répartition alimentaire hétérogène (cf. § IV. C.2).

c.2. — Modalités annuelles du mécanisme de régulation.

Plusieurs auteurs ont mis en cause le rôle de régulation des populations par la territorialité en cas de milieux refuges recueillant les oiseaux évincés du milieu le plus recherché (NOLAN 1963, BROWN 1969, WATSON et MOSS 1970, KREBS 1971, VON HAARTMAN 1971, KLOMP 1972, THOMPSON 1977, DAVIES 1978). Le héron radio-équipé I fréquentait par exemple un tel milieu refuge, situé en bordure immédiate d'un vaste marais riche et très fréquenté (où se nourrissait l'oiseau B), où il n'avait probablement pas reussi à s'implanter (cf. § IV. A). Pour NEWTON (1980), « it is also important to define the area, for food may limit local densities, but not total numbers if birds excluded from one area find food in another » Ces restrictions ne s'appliquent pas aux colonies de hérons car tous les reproducteurs sont soumis au seuil de distance maximale séparant ces zones alimentaires de la colonie. Le seuil global moyen est d'ailleurs une addition de seuils correspondant aux différents types de milieu. territoires riches proches, territoires pauvres éloignés, et zones communautaires. La figure 18 illustre le mécanisme de régulation annuelle proposé pour le Héron cendré :

— au fur et à mesure des arrivées dans le domaine vital de la colonie en début du cycle de reproduction, les oiseaux occupent les territoires riches et proches de la colonie (vecteur OA), puis, au temps t2, les nouveaux arrivants occupent simultanément les uns les territoires riches éloignés (vecteur AB), les autres les territoires pauvres proches (vecteur O'C) ;

— au temps t3, les territoires riches sont saturés et les nouveaux arrivants occupent les territoires pauvres éloignés (vecteur CD), sans possibilité de choix ;

— au temps t4, les nouveaux arrivants occupent les zones pauvres les plus éloignées (vecteur DE). Une partie d'entre eux choisissent la « stratégie exploratoire opportuniste » (cf. § IV. C.1c), en fréquentant non plus une mais plusieurs zones alimentaires individuelles, qu'ils ne défendent plus territorialement, et utilisent systématiquement les zones neutres (vecteur O"F). Cette catégorie, concernant les oiseaux fréquentant les sites les plus éloignés donc les plus défavorables (ex. : oiseaux A et G), ne remet pas en cause la régulation des nicheurs car leur nombre, semble-t-il faible, est limité par l'espace restreint offert par les zones neutres ;

— au temps t5, les territoires pauvres sont saturés et l'éloignement des autres aires alimentaires est incompatible avec le coût énergétique des déplacements. Une partie des nouveaux arrivants adoptent la stratégie exploratoire, utilisant les seules zones neutres sans zones individuelles (vecteur FG), les autres rejoignent les dernières zones neutres (vecteur O''H), constituant un pool de réserve de reproducteurs potentiels ;

— au temps t6, la densité de ces zones neutres commence à être forte (comportements agressifs) et certains oiseaux quittent le domaine vital de la colonie ;

— au temps t7, tous les nouveaux arrivants évitent le domaine vital de la colonie et peuvent éventuellement rejoindre d'autres colonies.

Ce schéma est nécessairement très simplifié : *a*) le découpage arbitraire en cinq milieux caricaturaux ne peut représenter la complexité d'une situation réelle où l'on observe un gradient progressif des avantages et des inconvénients, *b*) certains oiseaux, arrivés tardivement à la colonie, peuvent bénéficier de territoires plus avantageux que beaucoup de leurs prédécesseurs : certains milieux n'apparaissent que tardivement lors de la baisse des eaux et de l'apparition de la végétation palustre (cas des oiseaux E et F, cf § IV. C.1e), et certains territoires du vecteur OA deviennent vacants, du fait de la fin de la reproduction (mai) des premiers oiseaux arrivés : on observe alors un remplacement (partiel) des oiseaux sur les territoires occupés les premiers, et même l'utilisation des premiers nids dans la colonie (2 nichées dans la saison due à 2 couples différents : MARION en prép.). Ces cas peuvent expliquer les arrivées parfois très tardives observées dans les colonies, et restées jusqu'ici inexpliquées (PRESST et BELL 1973, MARION 1979 *b*).

Un calcul grossier pour le cas de Grand Lieu permet de vérifier la fiabilité du modèle : le domaine vital de la colonie (40 km) comprend 60 000 ha de marais riches, dont environ 42 000 ha dans un rayon de 25 km (seuil énergétique moyen) Si l'on considère la superficie moyenne (tabl. XII)

TABLEAU XII — Superficie de l'aire d'alimentation (territoire ou domaine non défendu) des Hérons cendrés radio-équipés et du héron X non radio-équipé.

Héron	A+	C**	D*	E**	F**	G+	H*	I*+	X*
Superficie (Ha)	214,3	18,8	19,5	20,0	20,0	81,0	23,7	150,0	1,3

* territoire défendu ** territoire probablement défendu

\+ domaine alimentaire non défendu : stratégie exploratoire opportuniste pour A et G, territoire défavorable et oiseau perturbé pour I

Le territoire de X comprenait peut-être d'autres zones que celle délimitée par la seule observation visuelle.

des territoires observés chez les hérons radio-équipés fréquentant ces marais (C, D, E, F, H = 20,4 ha), le seuil des effectifs d'oiseaux territoriaux correspondant au rayon de 25 km atteint 2 060 individus, auquel s'ajoute la proportion d'oiseaux tardifs pouvant réutiliser les 6 % de territoires

occupés avant le 20 février (cf. fig. 14 : 150 individus au maximum), soit un total de 87 % du nombre de nicheurs maximum observé dans cette colonie (1 270 couples). La proportion restante (13 %) serait représentée par les hérons de stratégie exploratoire opportuniste, pouvant aller se nourrir jusqu'à 40 km. Ces chiffres ne prennent pas en compte les fluctuations annuelles du modèle.

c.3. — *Les fluctuations annuelles d'effectifs*

L'existence d'un seuil maximal d'effectif reproducteur propre à chaque colonie n'exclut pas les fluctuations annuelles : *a*) la mortalité hivernale des adultes peut être telle lors de certaines années (ou plutôt groupe d'années comme en 1959-1964 pour Grand Lieu) que le stock d'adultes en réserve ne suffit pas à maintenir l'effectif nicheur au niveau de saturation (MARION 1980 *b*) ; *b*) même en cas de saturation, l'effectif d'oiseaux reproducteurs peut varier annuellement chez les espèces territoriales selon l'agressivité des individus et selon les fluctuations de la richesse alimentaire du milieu (WATSON et MOSS 1970, PATTERSON 1980) ; en outre, la perception d'un même degré de saturation du milieu par chaque individu en quête d'un territoire peut être très différente d'un oiseau à l'autre (WATSON et MOSS 1970), dissuadant certains et pas d'autres : cela signifie que le stock d'adultes non reproducteurs peut commencer à exister bien avant la saturation maximale, perçue par 100 % des oiseaux, même les plus agressifs. La « dynamique » de l'agressivité de chaque oiseau au cours d'une ou de plusieurs saisons de reproduction pourrait être un élément aussi important dans l'évolution annuelle des effectifs reproducteurs que les paramètres purement démographiques, seuls pris en compte jusqu'ici dans les modèles de dynamique de population (cf. revue dans LEBRETON 1981) ; *c*) SPRAY (1978) et PATTERSON (1980) ont suggéré que les systèmes territoriaux établis à long terme, occupés toute l'année par des espèces longévives, tendaient à avoir peu de remplacements d'occupants des territoires et que les limites de ceux-ci changeaient donc peu d'une année sur l'autre contrairement aux systèmes à court terme (une saison), où la seule chronologie des installations peut aboutir à des densités très différentes indépendamment de la qualité alimentaire des territoires (KREBS 1971, KNAPTON et KREBS 1974, DAVIES 1978, PATTERSON 1980). Dans les populations migratrices de hérons (cas de Grand Lieu), les territoires ne peuvent pas être tenus toute l'année, ce qui rend possible ces fluctuations chronologiques à condition d'admettre qu'au moins les oiseaux les plus jeunes ne soient pas fidèles à leur territoire d'une année sur l'autre (cas non envisagé par PATTERSON 1980). Notre modèle implique cette probabilité, permettant aux jeunes oiseaux de se procurer un meilleur territoire (« promotion sociale » par élévation hiérarchique avec l'âge). Par contre, les oiseaux les plus âgés, situés au sommet de la hiérarchie, pourraient être fidèles à leur territoire, mais à condition d'arriver les premiers dans les colonies, ce qui est la règle chez les oiseaux coloniaux et en particulier chez les hérons (VERWEY 1930, LOWE 1954, LACK 1954 *b*, CRAMP et SIMMONS 1977). Cette non fidélité majoritaire (32 % des nicheurs de Grand-Lieu se reproduisent

théoriquement pour la première fois chaque année et 21 % pour la deuxième fois seulement en situation stable · MARION 1980 *b*) semble aussi être le cas pour l'emplacement du nid dans la colonie (MARION en prép.), sans doute choisi en même temps que le territoire alimentaire, bien que cette fidélité au nid soit la règle chez les autres oiseaux coloniaux (LACK 1954 *b*, VERMEER 1963, BLOKPOEL et COURTNEY 1980, LEBRETON 1981). Ces points permettent de douter de l'hypothèse de LACK (1954 *b*, 1966) concernant le rôle joué par la fréquentation des colonies par les immatures l'année précédant leur installation dans la régulation des colonies (cf. § V. B.3). Le marquage alaire lisible à distance montre que cette fréquentation est très marginale (MARION en prép.). Cette hypothèse présente d'ailleurs l'inconvénient de réguler une colonie selon un facteur ayant cours l'année précédente, ce qui ne permet pas un ajustement avec les conditions alimentaires réelles et les taux de mortalité intervenus chez les reproducteurs depuis la saison précédente, qui sont très variables (MARION 1980 *b*)

4. — PERSPECTIVES DE RECHERCHES FUTURES IMPLIQUÉES PAR LA « COLONIALITÉ TERRITORIALE » CHEZ LES HÉRONS

a - Problème des populations flottantes

Notre hypothèse de régulation des populations ne pourra être prouvée qu'en démontrant l'existence d'oiseaux excédentaires en attente de territoires disponibles, en supprimant des individus territoriaux pour vérifier leur remplacement immédiat par des individus non territoriaux, provenant par exemple de certaines zones alimentaires neutres ou des milieux extérieurs au domaine vital de la colonie. Hormis les quelques individus choisissant la stratégie « exploratoire opportuniste », les oiseaux cantonnés sur ces sites servant de réserves de reproducteurs n'auraient accès à la reproduction qu'après avoir acquis un territoire dans le domaine vital de la colonie L'existence de hérons adultes en période de reproduction dans des régions où il n'existe aucune colonie est un fait déjà bien établi (NICHOLSON 1929, MARION 1976) Par contre, la présence d'une éventuelle population flottante dans ou près des colonies, avancée par NICHOLSON (1929), reste à démontrer, tout comme chez les autres espèces d'oiseaux coloniaux Certains auteurs confondent les populations non matures ou non nicheuses avec les populations flottantes (ex., ORIANS 1961, LEBRETON 1981 par définition (cf. BROWN 1969) sexuellement aptes à se reproduire mais empêchées de le faire par manque de sites de nids ou de territoires Les deux conditions requises pour démontrer l'existence de telles populations flottantes, à savoir prouver les potentialités sexuelles de chaque individu (et non pas l'âge moyen de reproduction de l'espèce) et les raisons de leur exclusion de la reproduction par saturation des sites d'alimentation ou de reproduction (WATSON 1967, BROWN 1969, HARRIS 1970, WATSON et MOSS 1970, KLOMP 1972, RICKLEFS 1973 *b*, THOMPSON 1977, DAVIES 1978) n'ont pas encore été réunies chez les oiseaux coloniaux.

b - Les territoires sont-ils interspécifiques ?

La question est importante puisque les Ardéidés nichent souvent en colonies mixtes (20 espèces sur les 21 coloniales, KREBS 1978), dont les avantages importants viennent d'être décrits par BURGER (1981), et utilisent dans certains cas les mêmes zones alimentaires. De plus, les conditions indispensables pour rendre possible l'exclusion mutuelle entre espèces (similitude suffisante des caractéristiques physiques et de communication visuelle et vocale, cf. ORIANS et WILSON 1964, BROWN et ORIANS 1970) sont largement réunies chez les Ardéidés (CURRY LINDAHL 1971, CRAMP et SIMMONS 1977, KUSHLAN 1978). Beaucoup de travaux menés sur la compétition entre Ardéidés se sont limités à l'aspect alimentaire et à la description des techniques de chasse, negligeant les autres aspects éthologiques. Cette compétition, entraînant des comportements agonistiques, a neanmoins été décrite chez de nombreuses espèces, mais toujours dans le cas de distance interindividuelle, notamment dans les groupes importants (KUSHLAN 1978). La compétition territoriale interspécifique n'est cependant pas exclue même chez des espèces où le recouvrement de certains des constituants de leur niche semble a priori faible (alimentation, mode de chasse, rythme d'activité, chronologie de la reproduction). Dans un tel cas, les conséquences sur la regulation des populations de chaque espèce seraient capitales et rendraient nécessaire la construction d'un modèle plurispécifique et non pas monospécifique comme celui que nous proposons ici. Le cas de la Camargue, ou de très fortes fluctuations annuelles spécifiques aboutissent néanmoins à une remarquable stabilité des effectifs globaux des Ardéidés coloniaux autour de 3 000 couples depuis plus de dix ans (BLONDEL et ISENMANN 1981) est troublant, et contraste avec la situation des Everglades (ROBERSTON et KUSHLAN 1974, KUSHLAN 1979).

L'exemple français semble montrer qu'une concurrence territoriale sévère pourrait exister entre *Ardea cinerea* et *Ardea purpurea*, bien que la territorialité du second n'ait pas encore été prouvée et que les niches alimentaires et de reproduction des deux espèces soient tres différentes (MARION en prép.) *a*) la répartition géographique des deux espèces correspond assez mal. A milieux globalement semblables, on trouve tantôt le Héron cendré (ex.: Bretagne, Nièvre, Saône-et-Loire), tantôt le Héron pourpre (ex.: Camargue, Brenne, Dombes, Vienne, Creuse, Maine-et-Loire); cette distinction disparaît rapidement en raison de l'extension considérable actuelle du Héron cendré (350 couples en France en 1926 (NICHOLSON 1929), 3 360 en 1974 (BROSSELIN 1974), 10 000 en 1981 (DUHAUTOIS et MARION 1982)) colonisant des regions où il était jusqu'ici absent (ex.: Camargue à partir de 1964, BLONDEL 1965). b) Le Héron cendré semble évincer le Héron pourpré au bout d'un certain temps : à Grand-Lieu, le second est passé de plusieurs centaines de couples vers 1940 à moins de 30 actuellement (MARION et MARION 1976) ; en Camargue, ses effectifs ont chuté de 58 % entre 1974 et 1980 (500 couples perdus environ) (11) tandis que ceux du

(11) Mais on a assisté à une brusque remontée en 1982 dans les régions limitrophes.

Héron cendré passaient de 100 à 440 couples dans le même temps (BLONDEL et ISENMANN 1981) ; certes, les causes de régression du Pourpré sont multiples (dérangement, sécheresse du Sahel et sur les aires africaines d'hivernage, cf. BROSSELIN 1974, HELD 1981, CAVÉ 1983), mais on constate que sa chute est deux fois plus élevée dans les régions où la croissance du Cendré a été très forte (— 31 % entre 1968 et 1974 en Ain, Nièvre, Saône-et-Loire, Vendée, Charente-Maritime sur un effectif de départ de 413 couples, le Cendré passant de 551 à 1 384 couples) que dans celles où le Cendré est absent ou faiblement représenté (- 15 % en Indre, Maine-et-Loire, Creuse, Vienne pour un effectif de 271 couples, le Cendré passant de 6 à 28 couples dans ces régions). Globalement, le Héron pourpré a perdu 900 couples entre 1968 et 1974 en France, tandis que le Cendré en gagnait au moins 1 300 c) Nous avons constaté que le Héron cendré est hiérarchiquement dominant sur le Héron pourpre qu'il pourchasse systématiquement sur les zones d'alimentation de Grand Lieu et de Vendée-Charentes (il tolérerait par contre l'Aigrette garzette).

c - Les limites du concept de colonie territoriale

Le fait que la territorialité des hérons soit longtemps passée inaperçue malgré un nombre important de travaux, laisse suggérer que ce comportement ne serait très fréquent que lorsqu'il présenterait un réel avantage : milieux alimentaires stables et, éventuellement, colonies proches des capacités optimales du milieu. La proportion d'individus présentant la stratégie « casanière » ou la stratégie « exploratoire opportuniste » pourrait éventuellement dépendre de la proportion des milieux aléatoires dans le domaine vital de la colonie. Dans certaines régions où la pérennité des milieux alimentaires est inférieure à la durée d'un cycle de reproduction (Everglades (KUSHLAN 1976), Camargue (HAFNER 1977, HAFNER *et al.* 1982)) les oiseaux pourraient être contraints à une rotation rapide de leurs zones d'alimentation, incompatible avec la territorialité. Ce qui pourrait expliquer les fortes fluctuations annuelles d'effectifs en Camargue. Il est néanmoins probable que les divers facteurs écologiques (ressources alimentaires, niveau de populations, chronologie des installations) et comportementaux (agressivité), ainsi que leurs interréactions, discutés dans ce travail, n'agissent pas seuls. Les observations récentes d'EHMANN (1981), démontrant chez *Phasianus colchicus* que la proportion d'individus territoriaux est fixe quels que soient les conditions d'alimentation ou le nombre d'individus, montrent que le comportement territorial, et particulièrement les deux stratégies observées chez le Héron cendré, pourraient aussi obéir à d'autres facteurs socio-biologiques encore méconnus.

VI. — CONCLUSION

Le suivi par radio-tracking de Hérons cendrés reproducteurs montre l'existence selon les individus, de deux stratégies d'exploitation du milieu :

les uns, semble-t-il largement majoritaires sur notre lieu d'étude, possèdent un territoire alimentaire défendu efficacement contre les congénères de leur propre colonie, les autres, apparemment contraints d'utiliser les zones alimentaires les plus éloignées de la colonie, cessent d'être territoriaux et utilisent un nombre nettement plus élevé de postes de chasse, fréquentant largement des zones communautaires et « parasitant » au besoin les territoires momentanément vacants. Il n'est pas exclu qu'un continuum puisse exister entre ces deux situations extrêmes, dont la manifestation serait étroitement liée à la chronologie d'occupation et aux paramètres écologiques de l'espace vital de la colonie.

Ces données constituent la première preuve d'une territorialité alimentaire en période de reproduction chez cette espèce coloniale, confirmant les hypothèses émises auparavant à partir d'observations d'oiseaux non individualisés (MARION 1976, 1979 *b*). Cette non-individualisation ne permettait cependant pas de trancher entre un simple maintien de distance interindividuelle sur des zones neutres et une véritable appropriation territoriale durable d'un site alimentaire. Ce point concerne aussi les nombreuses citations abusives de « territorialité » chez plusieurs espèces d'Ardéidés coloniaux, dont une seule description (RICHER 1972) doit être retenue concernant quelques individus d'une colonie d'*Egretta sacra*. Indépendamment de cette remarque, le fait que ces comportements agonistiques aient en général été attribués à une petite minorité d'individus au sein des populations, explique sans doute en partie qu'aucun auteur n'ait insisté sur le caractère exceptionnel de cette stratégie d'occupation du milieu associant simultanément la colonialité à la territorialité individuelle, deux voies pourtant considérées jusqu'à présent comme contraires. Ce type d'organisation n'a pas été décrit dans les différentes classifications de territoires chez les oiseaux, et repose le problème de l'interprétation donnée à l'évolution de certains systèmes sociaux aviens.

Les hypothèses que nous avons émises ouvrent un important champ d'investigations. L'une des plus importantes apparaît être le rôle joué par cette territorialité dans la régulation de la taille et de la répartition des colonies, restée jusqu'ici sans réponse depuis l'énigme soulevée par LACK (1945, 1954 *b*, 1966, 1968). Cette hypothèse expliquerait à la fois l'existence de populations d'adultes non reproducteurs, le seuil maximal observé dans les effectifs de certaines colonies, la chronologie d'installation des couples dans les colonies, l'inadéquation observée depuis une dizaine d'années entre les fluctuations réelles d'effectifs et les paramètres démographiques (MARION 1976, 1979 *b*, 1980 *b*), et pourrait même faciliter la compréhension de l'hétérogénéité individuelle remarquable de la migration des hérons d'une même colonie (MARION en prép.). En cherchant le déterminisme des trois premiers points dans la seule occupation des sites de nids dans la colonie et non dans l'occupation de l'espace alimentaire, les travaux menés chez les Ardéidés (MEYERRIECKS 1960 *a*, JENNI 1969, PRESST et BELL 1973, HAFNER 1977, BURGER 1978 *a*, 1978 *b*, TOMLINSON 1979, RODGERS 1980) n'auraient dans ce cas analysé que les « proximate determinants » et non « l'ultimate determinant ». Les comportements agonistiques observés dans les colonies pourraient donc n'être qu'une compétition secondaire, bien que très im-

portante dans ses effets, concernant uniquement les individus déjà sélectionnés lors de la compétition alimentaire menée en d'autres lieux, sur des parcelles de quelques ares parfois éloignées de plusieurs dizaines de kilomètres du nid.

L'un des avantages, pour le groupe, de la territorialité individuelle pourrait être de limiter la taille des colonies dès le debut de la reproduction, anticipant les besoins alimentaires maximums des nichées qui n'interviennent chez cette espèce que deux mois après l'installation du couple (MARION 1979 *a*), ce que ne permettrait pas la simple distance interindividuelle, qui n'autorise, tout comme les contraintes énergétiques (cf. [illegible] et LE TOQUIN 1976), qu'un ajustement quotidien de la taille du groupe. Sans un tel mécanisme de dissuasion de la reproduction des nouveaux arrivants à partir d'un certain seuil, cette demande alimentaire accrue des nichées deux mois après la ponte entraînerait, en cas de dépassement des capacités du milieu, une mortalité catastrophique d'un grand nombre de nichées lors de certaines annees, ce qui ne s'observe pas chez le Héron cendré : à Grand Lieu, la taille des nichées à l'envol est remarquablement stable d'une année sur l'autre (18 % de variation maximale sur 7 ans (MARION 1980 *b*). La territorialité permettrait également une exploitation quotidienne faible mais durable d'un même périmètre sur toute la saison de reproduction, avec un handicap pour une partie seulement des individus, occupant les zones alimentaires les plus eloignées alors que la seule distance interindividuelle entraînerait un épuisement rapide de ces zones les plus proches de la colonie et une augmentation progressive du périmètre d'investigation alimentaire au cours du cycle de reproduction, au détriment de tous les oiseaux. Ce système rendrait également possible une exploitation plus importante de la nourriture disponible par rapport à une recherche hasardeuse telle qu'elle est pratiquée par d'autres especes coloniales (oiseaux de mer, Mouette rieuse, Guifettes), où la répartition aléatoire de la nourriture ne permet pas l'appropriation du site. La régulation des colonies de tels oiseaux, où l'existence d'un seuil maximal autre que celui imposé par les disponibilités de sites de [illegible] LACK 1954 *b*, NELSON 1966, COULSON 1966, SIMMONS 1970, WALLACE 1973 [illegible] 1975, BURGER *et al* 1980) n'a pas eté décrit, reste encore inconnue. Bien que certaines de ces espèces semblent montrer une stratégie de régulation plutôt basée sur une mortalité brutale des nichées (LEBRETON 1981), l'hypothèse ancienne mais spéculative (cf. WATSON et MOSS 1970), et [illegible] cela largement contestée (cf. KREBS et DAVIES 1978), d'un contrôle comportemental du nombre de nicheurs, soit sur les colonies (WYNNE [illegible] 1962) soit sur les zones alimentaires (ASHMOLE 1963, CARRICK et MURTON 1964) semble aujourd'hui devoir être réenvisagée parallèlement à [illegible] d'autres facteurs (LEBRETON 1981, HÉMERY, MONNAT et DANCHIN comm. pers.).

D'une manière plus générale, la complexité de l'organisation sociale des Ardéidés coloniaux illustre l'importance capitale de l'échelle d'analyse comportementale. L'analyse effectuée au rang spécifique ou des populations présente l'avantage de fournir des paramètres moyens statistiquement représentatifs. Mais cette étude d'oiseaux « anonymes » est limitée dès que

l'on aborde les mécanismes signifiants, car c'est l'individu, et non le groupe qui intègre les contraintes de l'environnement (12). La première approche à laquelle se sont limitées la quasi-totalité des études effectuées chez les hérons coloniaux, peut induire certaines erreurs d'interprétation, comme celles de KREBS (1974, 1978) concluant que la colonialité des Ardéidés est une adaptation alimentaire. En effet, comparer, sur une période de mesure identique mais limitée, le rythme des captures de proies de hérons selon qu'ils chassent en groupe ou solitairement (KREBS 1974, HAFNER *et al.* 1982), peut aboutir à la conclusion que : *a*) la chasse en groupe, ou le milieu dans lequel elle se manifeste, est plus avantageuse que l'autre, *b*) ces sites font l'objet d'une forte compétition ; *c*) leur avantage autorise l'existence d'un échange d'information sur leur localisation. En fait, le suivi à long terme de chaque individu peut montrer, comme dans le cas du Héron cendré que : *a*) les individus exploitant les zones grégaires peuvent aussi exploiter à d'autres moments de la journée, des sites individuels, *b*) les sites où le rythme de capture est le plus faible peuvent être autant sinon plus avantageux à l'échelle d'un cycle de reproduction, si l'individu a la possibilité de les exploiter plus longuement et plus régulièrement que les sites riches, *c*) les individus ont une connaissance parfaite de l'emplacement des deux types de zones et de la période à laquelle ils sont le plus avantageux, ce qui rend inutile un mécanisme d'échange d'information sur ces deux points. D'autre part, si l'observateur se contente d'analyser le comportement des oiseaux dans un seul milieu, en général le plus facile à observer et le plus fréquenté par les oiseaux, ce qui autorise le recueil d'une grande quantité de données en un temps limité, les conclusions qu'il en tirera pourront être diamétralement opposées à celles qu'il aurait obtenues en observant tous les milieux fréquentés par les oiseaux de la colonie (ex. : cas des zones communautaires et des territoires individuels). Le caractère spectaculaire des hérons sur les zones communautaires a certainement beaucoup contribué à la réputation, globalement inexacte, des hérons coloniaux comme oiseaux grégaires en alimentation reprise dans tous les ouvrages généraux d'ornithologie. Certains postulats expliquent aussi ces erreurs d'interprétation : par exemple, le regroupement d'oiseaux en vol vers les zones alimentaires est considéré comme un suivi actif des uns par d'autres, preuve de l'échange d'information alimentaire (WARD et ZAHAVI 1973, KREBS 1974, 1978, KREBS et DAVIES 1978), alors que ces regroupements ne sont que fortuits et passifs chez les hérons (MARION 1976, 1979 *b* et prés. trav., TOMLINSON 1976, PRATT 1980). De même le fait que les individus en vol puissent être fortement attirés par des groupes d'oiseaux sur les zones alimentaires prouve selon ces auteurs que ces groupes sont considérés comme indicateurs de nourriture abondante or ils peuvent tout simplement indiquer la présence d'une zone neutre

(12) Le présent travail montre la nécessité de prévoir plusieurs stratégies individuelles cohérentes plutôt qu'un modèle unique basé sur des paramètres moyens qui ne sont en réalité applicables à aucun individu, en raison de la bimodalité de plusieurs de ces paramètres que l'on croyait jusqu'ici obéir à la loi de GAUSS : nombre, distance, stratégies d'utilisation des zones alimentaires individuelles, vitesse de vol, régime alimentaire...

avec ou sans connotation alimentaire, dont la fréquentation n'entraînera aucun risque d'agression (MARION 1976, 1979 *b*). Cette interprétation remet en cause les hypothèses basées sur les seuls avantages alimentaires émises jusqu'à présent sur le determinisme comportemental des oiseaux rejoignant des groupes de hérons en alimentation (CROOK 1965, JENNI 1969, WARD et ZAHAVI 1973, KREBS 1974, 1978, WIENS 1976, WILLARD 1977, KREBS et DAVIES 1978, DESGRANGES 1978, KUSHLAN 1978, MOCK 1978 *b*, VEEN 1980) Dans le cas des « Wading Birds », la méthode comparative à l'échelle spécifique ou de plusieurs familles, riche d'enseignements à plus d'un titre (cf. MOCK 1978 *b* KUSHLAN 1978), apparaît actuellement tres anticipée en raison de l'absence d'études complémentaires à l'échelle individuelle et à long terme sur les mecanismes évolutifs réels et non théoriques de la colonialité et de la socialité alimentaire.

REMERCIEMENTS

Je remercie P. MARION qui m'a aidé à localiser les hérons capturables dans les colonies, et a participé à certaines captures. P CHARLES-DOMINIQUE, J.-P. GAUTIER et G JEANNEAU m'ont utilement conseillé pour la construction des émetteurs. Enfin le manuscrit a été corrigé par M. le Professeur G RICHARD, A. GAUTIER et A. BROSSET.

Cette étude a été financée par le comité Faune-Flore du Ministère de l'Environnement, et par l'A.T.P. du C.N.R.S. « Eco-Ethologie des Vertébrés Superieurs »

SUMMARY

A description of the spacial and temporal strategies involved in the occupation of foraging areas by breeding, colonial Grey Herons *Ardea cinerea* and proposition of a model for colony size and spacial regulation on these birds, using observations of the colony at the Lac de Grand-Lieu, France, Europe's largest colony (1 300 pairs).

Nine breeding adults were tracked by radio-telemetry for a total of 2050 hrs (411 days-bird) Their behavior and activity patterns are compared with those of several hundred other birds from the colony observed for a total of 6 130 hrs (7 years).

Each bird has a limited foraging zone between 2 and 38 km from the colony, it covers only 0 03 % of the space available to the colony and is used throughout the breeding cycle. Two strategies exist, most birds actively defend a specific territorial « feeding zone », others use several non-territorial « teeding zones » including « communal » or « neutral feeding areas » and occasionally parasiting the territories of territorial birds. In each « feeding area » exist from 3 to 11 favourite watching posts. Two spacio-temporal strategies occur, birds arriving at their « feeding area » return to the watching post used at the end of the previous trip (Home-bird Strategy), less frequently birds change watching post between successive feeding trips but generally stay at that one post for the complete feeding trip (Exploring Strategy) Flights occur throughout the 24 hrs but are more frequent in the morning and evening. Trips last between 2 h 17 mn and 26 h 30 mn, independantly of the distance to the feeding area.

Each bird has regular and rectilinear flight lines used to visit his individual feeding zones, flight gatherings are fortuitous.

The mean flight distance of feeding trips never exceeded 50 kms in the radio-tracked birds. Total distance flown during the breeding cycle varied between 400 and 6 400 kms, two or three times that travelled throughout the rest of the year. Individual mean flight speed varies between 35 and 50 kms/hr which allows compensation for the longer feeding trips. The height of travel varies according to prevailing meteorological conditions.

A literature review shows that « feeding territory » is often confused with aggressive individual distance. Nevertheless, the great similarity of breeding and feeding behaviour in the 21 species of colonial Ardeidae suggest most would have similar spacio-temporal feeding strategies and that interspecific competition for feeding territories may occur (*Ardea cinerea* and *A. purpurea* ?).

From this spacio-temporal feeding strategy a model of the annual regulation of resource utilization and population regulation for breeding colonies is constructed. It appears that territorial and non-territorial strategies are related to ecological feeding area parameters: distance from nest, stability and richness of available food, human disturbance, defendability against other herons, and to return migration chronology: the earliest breeding birds occupy the better feeding sites; later breeders using less productive, more distant, recently available or vacated sites. Social behaviour, as well as annual adult mortality, by acting on the proportion of adults that breed is a major factor in population regulation.

Differences in the repartition and size of Grey Heron colonies (numerous and small in Britain and Holland, few and large in western France) are discussed as is the « system of territorial feeding within individuals of a breeding colony » in herons and avocets, and the classical contrast between colonial and territorial birds and its socio-biological effects.

REFERENCES

ADRET, P. (1981). — *Analyse de l'organisation sociale de l'Avocette Recurvirostra avosetta L. 1758 au cours de la phase d'élevage.* Thèse 3e cycle, Université de Rennes.

ALAMARGOT, J., et FAUBLÉE, V. (1977). — Modalités de contention d'examen et d'anesthésie des oiseaux familiers. *Point Vétérinaire*, 6 : 28-33.

ALI, S., et RIPLEY S.D. (1968). — *Handbook of the birds of India and Pakistan*, vol. I. Bombay.

ALLEE, W.C. (1954). — Review of Animal Sociology. *Encyclopedia Britannica*: 971-972.

AMSTRONG, E.A. (1947). — *Bird display and behaviour.* London, Drummond.

ANDERSSON, M., et GOTMARK, F. (1980). — Social organisation and foraging ecology in the Arctic Skua *Stercorarius parasiticus* : a test of the food defendability hypothesis. *Oikos*, 35 : 63-71.

ASHMOLE, N.P. (1962). — The Black Noddy, *Anous tenuirostris*, on Ascension Island. Part. I : General biology. *Ibis*, 103 b : 235-273.

ASHMOLE, N.P. (1963). — The regulation of numbers of tropical oceanic birds. *Ibis*, 103 b : 458-473.

BAILEY, E.P. (1963). — *The ecology of starlings in winter in Box Elder County, Utah.* M.S. Thesis, Utah State Univ., Logan.

BANNERMAN, D.A. (1957). — *The Birds of the British Isles*, vol. 6. Edinburgh.

BATEMAN, D.L. (1970). — *Movement behavior in three species of colonial nesting wading birds: a radio-telemetric study.* Unpublished doctoral dissertation Auburn University.

BAUER, K.M., et GLUTZ VON BLOTHZEIM, U.N. (1966) — *Handbuch der Vögel Mitteleuropa*, vol. I. Frankfurt am Main, Akad. Verlagsges.

BAYER, R.D. (1978). — Aspects of an Oregon Estuarine Great Blue Heron population. *In* SPRUNT, A., OGDEN, J.L., et WINCKLER, S. (eds) : *Wading Birds*. Research Report n° 7, National Audubon Society, New York : 315-324

BERTRAM, C.R (1978). — Living in groups. Predators and Prey *In* KREBS, J R., et DAVIES, N.B (eds) : *Behavioural Ecology, an Evolutionary Approach*. Blackwell Scient. Publi., Oxford : 64-96.

BIDERMAN, J O., et DICKERMAN, R W. (1978) — Feeding behavior and food habits of the Boat-billed Heron. *Biotropica*, 10 : 33-37.

BLAKER, D. (1969). — Behaviour of the Cattle Egret *Ardeola ibis*. *Ostrich*, 40 : 75-129.

BLOKPOEL, M , et COURTNEY, P. (1980) — Site tenacity in a new Ring-billed Gull colony. *J. field. Ornith.*, 51 : 1-5.

BLONDEL, J. (1965). — Le Héron cendré *Ardea cinerea* L. nicheur en Camargue *L'Oiseau et R.F.O.*, 35 : 59-60

BLONDEL, J. (1971). — La compétition intraspécifique chez les oiseaux *Rev Quest. Scient.*, 142 : 357-385.

BLONDEL, J. (1975). — La dynamique des populations d'oiseaux *In* LAMOTTE, M , et BOURLIÈRE, F. (eds) : *La démographie des populations de vertebrés* Masson, Paris : 147-232.

BLONDEL, J , et ISENMANN, P. (1981). — *Guide des oiseaux de Camargue*. Delachaux et Niestlé, Neuchâtel-Paris.

BOCK, W (1956). — A generic review of the family Ardeidae (Aves). *American Museum Novitates*, 1779 : 1-49.

BOURLIÈRE, F (1952). — Le territorialisme dans l'organisation sociale des Vertébrés. *Colloque internat. C.N.R.S.* 1951, 34 : 199-206.

BOURNE, W (1963). — A review of oceanic studies of the biology of seabirds *Proc. XIII Int. Ornithol. Congr.* : 831-854

BRAAKSMA, S., et BRUYNS, M F M. (1950). — Overzicht van de broedkolonies van de Blauwe Reiger, *Ardea cinerea* L., in Nederland in 1949 *Ardea*, 38 : 135-162

BRANDMAN, M. (1976). — *A quantitative analysis of the annual cycle of behavior in the Great Blue Heron* Ph D Thesis, Univ. of California, Los Angeles.

BROSSELIN, M. (1974). — *Hérons arboricoles de France*. Rapport Soc Nat. Prot. Nat.-Minist. Qualité de la Vie.

BROWN, M. (1931) — Normal flight speeds of Birds. *Brit Birds*, 25 . 170-171.

BROWN, J L (1964). — The evolution of diversity in avian territorial system. *Wilson Bull.*, 76 : 160-169.

BROWN, J.L. (1966). — Types of troup selection. *Nature*, 211 : 870.

BROWN, J L. (1969). — Territorial behavior and population regulation in birds. *Wilson Bull.*, 81 : 293-329.

BROWN J L (1978) — Avian communal breeding systems. *Ann. Rev. Ecol. Syst.*, 9 : 123-155.

BROWN J L , et ORIANS, G H. (1970) — Spacing patterns in mobile animals. *Ann. Rev. Ecol. Syst.*, 1 : 239-262.

BURGER, J (1978 *a*). Competition between Cattle Egrets and native North American herons, egrets and ibises. *Condor*, 80 : 15-23.

BURGER, J (1978 *b*) — The pattern and mecanism of nesting in mixed species heronries. *In* SPRUNT, A., OGDEN, J.L., et WINCKLER, S. (eds) : *Wading birds*. Research Report n° 7, National Audubon Society, New York : 45-60.

BURGER, J. (1981). — A model for the evolution of mixed species colonies of Ciconiiformes. *Quart. Rev. of Biol.*, 56 : 143-167.

BURGER, J., OLLA, B.L., et WINN, H.E. (1980). — *Behavior of Marine Animals Vol. 4 : Marine Birds*. New York et London.

BURTON, J.F. (1956). — Report on the national census of heronries 1954. *Bird Study*, 3 : 42-73.

CARPENTER, C.R. (1958). — Territoriality : A Review of concepts and Problems. *In* ROE, A., et SIMPSON, G.G. (eds) : *Behavior and Evolution*. New Haven, Yale Univ. Press : 225-250.

CARRICK, R., et MURRAY, M.D. (1964). — Social factors in population regulation of the Silver Gull, *Larus novaehollandiae* Stephens. *C.S.I.R.O. Wildl. Res.*, 9 : 189-199.

CAVÉ, A.J. (1983). — Purple Heron survival and drought in tropical West-Africa. *Ardea*, 71 : 217-224.

CHARLES, J.K. (1972). — *Territorial behaviour and the limitation of population size in Crows*, Corvus corone *and* C. cornix. Unpubl. Ph. D. Thesis, Univ. of Aberdeen, Scotland.

CODY, M.L. (1971). — Ecological aspects of reproduction. *In* FARNER, D.S., et KING, J.R. : *Avian Biology*, vol. 1. Academic Press, New York et London.

COLLIER, B.D., COX, G.W., JOHNSON, A.W., et MILLER, P.C. (1973). — *Dynamic ecology*. Englewood Cliffs, New Jersey, Prentice-Hall.

CONDER, P.J. (1949). — Individual distance. *Ibis*, 91 : 649-655.

COOK, D.C. (1978). — Grey Herons *Ardea cinerea* holding feeding territories on the Ythan Estuary. *Bird Study*, 25 : 11-16.

COULSON, J.C. (1966). — Differences in the quality of birds nesting in the centre and on the edges of a colony. *Nature*, 217 : 478-479.

CRAMP, S., et SIMMONS, K.E.L. (1977). — *Handbook of the birds of Europe, the Middle East and North Africa*, vol. I. Oxford Univ. Press.

CREUTZ, G. (1981). — *Der Graureiher*. Die Neue Brehm Bucherei, n° 530. A. Ziemsen Verlag, Wittenberg-Lutherstadt.

CROOK, J.H. (1965). — The adaptative significance of avian social organisation. *Symp. Zool. Soc. Lond.*, 14 : 181-218.

CROOK, J.H. (1970). — *Social behaviour in Birds and Mammals*. London, Academic Press.

CURRY-LINDAHL, K. (1971). — Systematic relationships in herons (Ardeidae), based on comparative studies of behaviour and ecology. *Ostrich, Suppl.* 9 : 53-70.

CUSTER, T.W. et OSBORN, R.G. (1978). — Feeding habitat use by colonially-breeding herons, egrets and ibises in North Carolina. *Auk*, 95 : 733-743.

CUSTER, T.W., OSBORN, R.G., et STOUT, W. (1980). — Distribution, species abundance and nesting use of Atlantic coast colonies of herons and their allies. *Auk*, 97 : 591-600.

DAVIES, N.B. (1976). — Food, flocking and territorial behaviour of the Pied Wagtail (*Motacilla alba yarrellii*) in winter. *J. Anim. Ecol.*, 45 : 235-254.

DAVIES, N.B. (1978). — Ecological questions about territorial behaviour. *In* KREBS, J.R., et DAVIES, N.B. (eds) : *Behavioural Ecology, an Evolutionary Approach*. Blackwell Scientific Publication, Oxford : 317-350.

DENNIS, C.J. (1971). — Observations on the feeding behavior of the Great Blue Heron. *Passenger Pigeon*, 33 : 166-172.

DERAMOND, M. (1959). — La dynamique des populations d'oiseaux à la lumière des travaux récents. *Alauda*, 27 : 161-198.

DESGRANGES, J.L. (1978). — Adaptative value of social behavior in the Great Blue Heron (*Ardea herodias*). *Proc. Colonial Waterbird Group* : 192-201.

DORST, J. (1971). — *La vie des oiseaux.* Bordas, Paris.

DUHAUTOIS, L., et MARION, L. (1982). – Protection des hérons : des résultats ? *Courrier Nature*, n° 78 : 23-32

DUSI, J.L., et DUSI, R.M. (1978). — Survey methods used for wading birds studies in Alabama. *In* SPRUNT, A., OGDEN, J.L., et WINCKLER, S. (eds) : *Wading Birds* Research Report 7, Nat. Audubon Soc., New York : 207-211

DUSI, J.L., DUSI, R.T., et BATEMAN, D.L. (1971 *a*). — The use of mist nets and decoys in heron and ibis banding studies. *Inland Bird Banding News*, 43 : 6-7.

DUSI, J.L., DUSI, R.T., BATEMAN, D.L., MCDONALD, C.A., STUART, J.J., et DISMUKES, J.F. (1971 *b*). — Ecology impacts of wading birds on the aquatic environment. *Bull. 5, Water Resources Research Institute*, Auburn Univ., Alabama.

EBLING, F.J. et STODDART, D.M. (1977). — *Population control by social behaviour.* Inst. Biol., London.

EHMANN, M. (1981). — *Organisation sociale et stratégies reproductrices du Faisan commun* (Phasianus colchicus). *Etude de deux populations en milieu semi-naturel.* Thèse d'Etat, Univ. Rennes.

EIBL EIBESFELDT, I. (1967). — *Grundriss der vergleichenden Verhaltensforschung.* Pieper.

EMLEN, S.T. (1975). — Adaptive significance of synchronized breeding in a colonial birds : a new hypothesis. *Science*, 188 : 1029-1031.

EMLEN, S.T. (1978). - The evolution of cooperative breeding in birds. *In* KREBS, J.R. et DAVIES, N.B. (eds). *Behavioural Ecology, an Evolutionary Approach.* Blackwell Scientific Publication, Oxford : 245-281.

ERWIN, R.M. (1977). — Population and colony dynamics in selectes Massachusetts waterbirds. *In : Proc. 1977 Conf. Colonial Waterbird Group. Dekalb, Il* (SOUTHERN, W.E., ed) : 19-25.

FESTETICS, V.A. (1959). — Oekologische Untersuchungen an den Brutvogeln des Sasér. *Die Vogelwelt*, 80 : 1-21.

FFRENCH, R. (1973). — *A guide to the birds of Trinidad and Tobago.* Livingston, Wynnewood, Penn.

FISHER, J. (1954). — Evolution and Birds sociality. *In* HUSLEY, J., HARDY, A.C., et FORD, E.B. (eds) : *Evolution as a process.* Allen and Unwin, London : 71-83

FRETWELL, S.D. (1979). - *On territorial behavior and other factors influencing habitat distribution in Bird.* Inst. Stat. Mimeogr. Ser. 642, North Carolina State Univ., Raleigh, North Carolina.

FRETWELL, S.D. (1972). — *Populations in a seasonal environment.* Princeton Univ. Press, Princeton.

FRIEDMANN, H. (1925). — Notes on the birds observed in the Lower Rio Grande Valley of Texas during May 1924. *Auk*, 42 : 537-554.

FRY, C.H. (1972). — The social organization of bee-eaters (Meropidae) and cooperative breeding in hot-climate birds. *Ibis*, 114 : 1-14.

FRY, C.H. (1975). — Cooperative breeding in bee-eaters and longevity as an attribute of group-breeding birds. *Emu*, 74 : 308-309.

GADGIL, M. (1971). — Dispersal : population consequences and evolution. *Ecology*, 52 : 253-261.

GÉROUDET, P. (1978). — *Grands échassiers, Gallinacés, Râles d'Europe.* Delachaux et Niestlé, Neuchâtel et Paris.

GIBSON, F. (1971). — The breeding biology of the American Avocet (*Recurvirostra americana*) in Central Oregon. *Condor*, 73 : 444-454

GLAS, P. (1960). — Factors governing density in the Chaffinch (*Fringilla coelebs*) in different types of wood. *Arch. Neerl. Zool.*, 13 : 466-472

GOSS CUSTARD, J D (1970). — Feeding dispersion in some overwintering wading birds *In* CROOK J H : *Social behaviour of birds and mammals* Academic Press : 3-35.

GRUBB, T C (1976) — Adaptiveness of foraging in the Cattle Egret. *Wilso. Bull.*, 88 : 145-148.

GURNEY, W.S.C., et NISBET, R M (1975) — The regulation in inhomogeneous populations. *J. Theor. Biol.*, 52 : 441-457.

HAARTMAN, L von (1971). — Population dynamics *In* FARNER, D S, et KING, J R *Avian Biology*, Vol. 1. Academic Press, New York & London.

HAFNER, H. (1977). — *Contribution a l'etude écologique de quatre espèces de hérons* (Egretta garzetta *L.*, Ardeola ralloides *Scop.*, Ardeola ibis *L* Nycticorax nycticorax *L*) *pendant leur nidification en Camargue.* These d'Université.

HAFNER, H, BOY, V, et GORY, G. (1982) — Feeding methods, flock size and feeding success in Little Egret *Egretta garzetta* and the Squacco Heron *Ardeola ralloides* in Camargue, Southern France. *Ardea*, 70 : 45-54.

HAMILTON, R B (1975). - Comparative behavior of the American Avocet and the Black-necked Stilt (*Recurvirostridae*). *Ornithological Monogr.* n° 17 : 98 p

HANDCOOK, J, et ELLIOTT, H. (1978) — *The herons of the World.* London Ed., London

HARRIS, M.P. (1970) — Territory limiting the size of the breeding population of the Oystercatcher (*Haematopus ostralegus*) A removal experiment *J. Anim. Ecol*, 39 : 707-713.

HARRISSON, M (1931) — On the normal flight speed of birds *Brit. Birds*, 25 86-96

HATCH, J.J. (1966). — Collective territories in Galapagos mocking birds, witch notes on other behaviour. *Wilson Bull.*, 78 : 198-207.

HEDEEN, S (1967). — Feeding behaviour of the Great Blue Heron in Itasca State Park, Minn. *Loon*, 39 : 116-120.

HEDIGER, H. (1953). – *Les animaux sauvages en captivité.* Paris, Payot.

HELD, J.J. den (1981) – Population changes of the Purple Heron in relation to drought in the wintering area. *Ardea*, 69 : 185-191.

HÉMERY, G., et LE TOQUIN, A. (1976). — Dépenses énergétiques des populations hivernantes de Pinsons du Nord (*Fringilla montifringilla*). *Terre et Vie*, 30 : 52-87.

HENRY, G.M (1971) — *A guide to the Birds of Ceylon* (2e éd.) O.U.P., London

HENSLEY, M M, et COPE J B (1951) — Further data on removal and reproduction of the breeding birds in a spruce-fir forest community. *Auk*, 68 : 483-493

HESSE, J (1972) — La mise en assec des étangs solognots et l'hivernage du Héron cendré *Ardea cinerea. Alauda*, 40 : 385-392

HINDE, R A (1956) — The biological significance of territories *Ibis*, 98 : 340-369

HOLMES, R.T. (1970) — Differences in population density, territoriality and food supply of Dunlin on arctic and subarctic tundra. *Symp. Brit. Ecol Soc.* 10 : 303-319

HORN, H.S (1968) — The adaptative significance of colonial nesting in the Brewer's Blackbird *Euphagus cyanocephalus Ecology*, 49 : 682-694

HOWARD, H E. (1920). — *Territory in Bird Life.* London.

JENNI, D A (1969). — A study of the ecology of four species of herons during the breeding season at Lake Alice, Alachua county, Florida. *Ecol Monogr.*, 39 : 245-270.

JOHNSTON, R F (1961). — Population movements of birds *Condor*, 63 : 386-388

KALELA, O (1954). — Ueber den Revierbesitz bei Vogeln und Saugetieren als populations-okologischer Faktor. *Ann. Zool. Soc. Vanamo*, 16 : 1-48

KLOMP, H. (1972). — Regulation of the size of bird populations by means of territorial behaviour. *Neth. J. Zool.*, 22 : 456-488.

KLOPFER, P.H. (1972). — *Habitats et territoires des animaux* Gauthier-Villars, Paris.

KLUYVER, H.N. (1966). — Regulation of a bird population. *Ostrich, Suppl* 6 : 389-396.

KLUYVER, H.N (1970) — Regulation in numbers in populations of Great tits (*Parus m. major*). *Proc. Adv. Study Inst. Dynamics Numbers Popul.* (Oosterbeek 1970) : 507-523.

KLUYVER, H.N et TINBERGEN, L (1953). — Territory and regulation of density in titmice. *Arch. Neerl. Zool.*, 10 : 265-286.

KNAPTON, R W, et KREBS, J.R. (1974) — Settlement patterns, territory size and breeding density in the Song-Sparrow (*Melospiza melodia*). *Can. J Zool.*, 52 : 1413-1420.

KREBS, C J (1972). — *Ecology. The experimental analysis of distribution and abundance.* Harper Int. Ed., New York.

KREBS, J.R. (1971). — Territory and breeding density in the Great Tit *Parus major* L. *Ecology*, 52 : 2-22.

KREBS, J R (1974) — Colonial nesting and social feeding as strategies for exploiting food ressources in the Great Blue Heron (*Ardea herodias*). *Behaviour*, 51 : 99-134

KREBS, J R (1978). - Colonial nesting in birds, with special reference to the Ciconiiformes. *In* SPRUNT, A , OGDEN, J.C , et WINCKLER, S. (eds) : *Wading Birds.* Research Report n° 7, National Audubon Society, New York · 299-314

KREBS, J R , et DAVIES, N B. (1978). — *Behavioural Ecology, an Evolutionary Approach.* Blackwell Scientific Publications.

KUCK, T L , DAHLGREN, R B., et PROGULAKE, D.R. (1970) — Movements and behavior of hen pheasants during the nesting season *J Wildl Manage.*, 34 . 626-630.

KUSHLAN, J A (1976) — Wading Bird predation in a seasonally fluctuating pond. *Auk*, 93 : 464-476.

KUSHLAN, J A (1978). — Feeding ecology of wading birds *In* SPRUNT, A., OGDEN, J C , et WINCKLER, S (eds) : *Wading Birds.* Research Report n° 7, National Audubon Society, New York : 249-298

KUSHLAN, J A (1979) — Wading Bird preservation in Everglades National Park. *In* LINN, R M. (ed) : *Proceedings of the First conference on Scientific Research in National Parks, Depart. of the Interior, Washington D C* · 483-487.

LACK, D. (1943). — *The life of the Robin.* London.

LACK D (1945) — The balance of population in the Heron. *Brit Birds*, 39 · 204-206.

LACK D (1954 *a*). — The stability of the Heron population *Brit. Birds*, 67 · 111-121

LACK, D (1954 *b*). — *The Natural Regulation of Animal Numbers* Clarendon Press, Oxford.

LACK D 1954 *c*). — The Evolution of Reproductive Rates *In* HUXLEY J , HARDY, A.C., et FORD, E.B. (eds) : *Evolution as a process.* Allen & Unwin, London : 143-156.

LACK D (1964). — A long term study of the Great tit (*Parus major*). *J. Anim. Ecol.*, 33 (supl.) : 159-173

LACK, D (1966). — *Population Studies of Birds.* Clarendon Press, Oxford

LACK, D (1968). — *Ecological adaptations for breeding in Birds.* Methuen, London

LACK, D., et LACK, L. (1933). — Territory reviewed. *Brit. Birds*, 27 : 179-199.

LEBRETON, J D (1981) — *Contribution à la dynamique des populations d'oiseaux. Modèles mathématiques en temps discret.* Thèse d'Etat, Univ. Lyon

LORENZ, K (1938). — A contribution to the comparative sociology of colonial nesting birds. *Proc. 8th. Int. Ornith. Congr.*, Oxford : 207-218.

LOWE, F.A. (1954). — *The Heron.* Collins, London

MACARTHUR, R H , et CONNELL, J H (1966) — *The biology of populations.* Wiley & Sons Inc., New York.

MANUWAL D.A (1974). — Effects of territoriality on breeding in a population of Cassin's Auklet. *Ecology,* 55 : 1399-1406.

MARION L. (1976). — *Contribution à l'écologie des populations des Hérons cendrés* (Ardea cinerea *L.*) *en Bretagne.* D E A. d'Eco Ethologie, Univ Rennes

MARION, L (1979 *a*) La croissance corporelle du Héron cendré *Ardea cinerea* en Bretagne approche de sa signification écologique. *L'Oiseau et R.F.O* 49 : 1-30.

MARION, L. (1979 *b*). — *Strategies d'utilisation du milieu des colonies de Hérons cendrés* Ardea cinerea *en Bretagne.* Thèse 3ᵉ cycle, Univ. Rennes.

MARION, L (1979 *c*). — Dynamique de la population bretonne de Herons cendres *Communication Séminaire Dynamique Populations d Oiseaux, Paris*

MARION, L (1980 *a*). — Historique et évolution récente des effectifs des colonies armoricaines de Hérons cendrés *Ardea cinerea. Alauda,* 48 : 33-50.

MARION, L (1980 *b* Dynamique d'une population de Herons cendrés *Ardea cinerea*, exemple de la plus grande colonie d'Europe le Lac de Grand-Lieu. *L'Oiseau et R.F.O.,* 50 : 219-261.

MARION L (1980 *c*). — Stratégies d'utilisation du milieu et facteurs ecologiques déterminant la repartition géographique des colonies reproductrices de Hérons *Ardea cinerea. Communication Colloque Francophone d'Ornithologie, 1 et 2 mars* 1980, *Paris.*

MARION, L (1980 *d*) — La colonie de Hérons cendrés de Guérande. *In* POISBLAUD J. (ed) : *Contribution à l etude écologique de la presqu'île guérandaise* 189-197.

MARION, L (1982). — Première application du radio-tracking aux Ardéides Problèmes d'adaptation et résultats obtenus chez le Héron cendré *Ardea cinerea* L *Proc Colloque radio-tracking et biotélémétrie, Paimpont, Bull. S.F.E.C.A.,* 1983, n° 5 : 43-58.

MARION, L (1983) — A method for capturing adult breeding Grey Heron *Ardea cinerea* on the nest. Effects of capture and radio-tracking package on behavior. *J. Wildl. Manage.,* in press.

MARION, L , et MARION P (1976) Contribution à l'etude ecologique du Lac de Grand-Lieu. *Bull. Soc. Sc. Nat. Ouest France (suppl.)* : 611 p.

MAYAUD, N (1950) Comportement et vie sociale des oiseaux *In* GRASSÉ P P *Traité de Zoologie,* T. 15 : 697-746.

MAYNARD SMITH J (1974) — *Models in Ecology.* Cambridge Univ Press

MAYNARD SMITH, J. (1976). — Group Selection. *Q. Rev. Biol.,* 51 : 277-283.

MAYNARD SMITH, J (1978) — The Ecology of Sex *In* KREBS, J R , et DAVIES, N B (eds) : *Behavioural Ecology, an Evolutionary Approach :* 159-179.

MAYR E (1935) - Bernard Altum and the territory theory. *Proc. Linnean Soc. N.Y.,* 45-46 . 1-15.

MAYR E (1956 — Is the Great White Heron a good species ? *Auk,* 73 71-77

McNEIL, R. (1969, - La territorialité : mécanisme de régulation de la densité de population chez certains passériformes du Quebec *Naturaliste Can.* 96 : 1-35.

MEDWAY, G , et WELLS, D.R. (1976). *The Birds of the Malay Peninsula vol 5 Conclusion and Survey of every species.* Witherby, London & Penerbit Univ., Malaysia

MEES, G.F. (1950). — Call of Little Egret. *Brit. Birds*, 43 : 302.

MEINERTZHAGEN, P. (1955). — The speed and altitude of bird flight (with notes on other animals). *Ibis*, 97 : 81-117.

MEYERRIECKS, A.J. (1959). — Foot-stirring feeding behavior in herons. *Wilson Bull.*, 71 : 153-158.

MEYERRIECKS, A.J. (1960 *a*). — Comparative breeding behavior of four species of North American herons. *Publ. Nuttal. Ornithol. Club*, n° 2 : 158 p.

MEYERRIECKS, A.J. (1960 *b*). — Success story of a pionnering bird. *Nat. Hist*, 69 : 46-57.

MEYERRIECKS, A.J. (1962 *a*). — Diversity typifies heron feeding. *Nat. Hist*, 71 : 48-59.

MEYERRIECKS, A.J. (1962 *b*). — *In* PALMER, R.S. : *Handbook of North American birds*, vol. 1. Yale Univ. Press, New Haven, Connecticut.

MILSTEIN, P.S., PRESST, I., et BELL, A.A. (1970). — The breeding cycle of the Grey Heron. *Ardea*, 58 : 171-257.

MOCK, D.N. (1978 *a*). — Behavior and Evolution of Wading Birds. Introductory Remarks. *In* SPRUNT, A., OGDEN, J.C., et WINCKLER, S. (eds). *Wading Birds*. Research Report n° 7, National Audubon Society, New York : 3-6.

MOCK, D.N. (1978 *b*). — The Comparative Approach to Wading Bird Behavior. *In* SPRUNT, A., OGDEN, J.C., WINCKLER, S. (eds) : *Wading Birds*. Research Report n° 7, National Audubon Society, New York : 17-25.

MORRIS, R.D., et BLACK, J.E. (1980). — Radiotelemetry and Herring Gull foraging patterns. *Journ. field. Ornith.*, 51 : 110-118.

NELSON, J.B. (1966). — Population dynamics of the Gannet (*Sula bassana*) at the Bass. Rock, with comparative information from other Sulidae. *J. Anim. Ecol.*, 35 : 443-470.

NELSON, J.B. (1970). — The relationship between behavior and ecology in the Sulidae with reference to other seabirds. *Oceanogr. Mar. Biol. Annu. Rev.*, 8 : 501-574.

NEWTON, I. (1980). — The role of food in limiting Birds numbers. *Ardea*, 68 : 11-30.

NICE, M.M. (1941). — The role of territory in bird life. *Amer. Midland Naturalist*, 26 : 441-487.

NICHOLSON, E.M. (1929). — Report on the « British Birds » Census of Heronries, 1928. *Brit. Birds*, 22 : 270-323 et 334-372.

NOBLE, G.K. (1939). — The role of dominance in the life of birds. *Auk*, 56 : 263-273.

NOBLE, G.K., WURM, M., et SCHMIDT, A. (1938). — Social behavior of the Black-crowded night Heron. *Auk*, 55 : 7-40.

NOLAN, V.Jr (1963). — An analysis of the sexual nexus in the Prairie Warbler. *Proc. 13th. Intern. Ornith. Congr.* : 329-337.

O'DONALD, P. (1963). — Sexual selection and territorial behaviour. *Heredity*, 18 : 361-364.

ODUM, E.P. (1959). — *Fundamentals of ecology*. Saunders, Philadelphia.

ORIANS, G.H., et WILSSON, M.F. (1964). — Interspecific territories of birds. *Ecology*, 45 : 736-745.

ORIANS, G.H. (1961). — The ecology of blackbird (*Agelaius*) social systems. *Ecol. Monogr.*, 31 : 285-312.

OWEN, D.F. (1955). — The food of the Heron *Ardea cinerea* in the breeding season. *Ibis*, 97 : 276-295.

PALMER, R.S. (1962). — *Handbook of North American birds*, vol. 1. Yale Univ. Press, New Haven, Connecticut.

PARKES, K.C. (1978). — A review of the classification of the Ciconiiformes. *In* SPRUNT, A., OGDEN, J.C., et WINCKLER, S. (eds) : *Wading birds*. Research Report n° 7, National Audubon Society, New York : 7-15.

PARRIS, R.W. (1977). — A method for capturing adult Great Blue Heron. *Proc. 1977 Conf. Colonial Waterbird Group. Dekalb, Il* (SOUTHERN, W.E., ed.): 19-25.

PARRY, V. (1975). — The auxiliary social system and its effect on territory and breeding in Kookaburras. *Emu*, 74: 311.

PATTERSON, I.J. (1965). — Timing and spacing of broods in the Black-headed gull (*Larus ridibundus*). *Ibis*, 107: 433-459.

PATTERSON, I.J. (1980). — Territorial behaviour and the limitation of population density. *Ardea*, 68: 53-62.

PAYNE, R.B., et RISLEY, C.J. (1976) — Systematic and evolutionary relationships among the herons (*Ardeidae*). *Misc. Publ. Mus. Zool., Univ. Mich.*, n° 150.

PITELKA, F.A. (1959). — Numbers, breeding schedule, and territory in pectoral sandpipers of Northern Alaska. *Condor*, 61: 233-264.

PRATT, H.M. (1980) — Directions and timing of Great Blue Herons foraging flights from a California colony: Implication for social facilitation of food finding. *Wilson Bull.*, 92: 489-496.

PRESST, I., et BELL, T. (1973). — Life in a Heronry. *Birds*, 4: 316-321.

RECHER, H.F. (1972) — Territorial behaviour of the Reef Heron *Egretta sacra*. *Emu*, 72: 126-130.

RECHER, H.F., et RECHER, J.A. (1972) — The foraring behaviour of the Reef Heron. *Emu*, 72: 85-90.

RICKLEFS, R.E. (1973 *a*) — *Ecology*. Newton, Massachusetts, Chiron Press.

RICKLEFS, R.E. (1973 *b*) — Fecundity, mortality and avian demography. *In* FARNER, D.S. (ed): *Breeding biology of birds*. Washington D.C., Nat. Acad. Sci.

ROBERTSON, W.B., et KUSHLAN, J.A. (1974). — The Southern Florida avifaune. *In* Memoir 2: *Environments of South Florida. Present and past*. Miami, Florida: 414-452.

RODGERS, J.A. (1980) — Breeding ecology of the Little Blue Heron on the West Coast of Florida. *Condor*, 82: 164-169.

ROWAN, M.K. (1966). — Territory as a density regulating mechanism in some South African birds. *Ostrich, Suppl.* 6: 397-408.

SCHOENER, T.W. (1968). — Sizes of feeding territories among birds. *Ecology*, 49: 123-141.

SEIBER, H.C. (1951) — Light intensity and the roosting flight of herons in New Jersey. *Auk*, 68: 63-74.

SHARROCK, J.T.R. (1976) — *The Atlas of Breeding Birds in Britain and Ireland*.

SILGFRIED, W.R. (1971 *a*). — The food of the Cattle Egret. *J. Appl. Ecol.*, 8: 447-468.

SIEGFRIED, W.R. (1971 *b*). — Feeding activity of the Cattle Egret. *Ardea*, 59: 38-46.

SIEGFRIED, W.R. (1978). — Habitat and the Modern Range Expansion of the Cattle Egret. *In* SPRUNT, A., OGDEN, J.C., et WINCKLER, S. (eds): *Wading Birds*. Research Report n°7, National Audubon Society, New York: 315-324.

SIMMONS, K.E.L. (1970). — Ecological Determinants of Breeding Adaptations and Social Behaviour in Two Fish-eating Birds. *In* CROOK, J.H.: *Social Behaviour in Birds and Mammals*. Academic Press. New York & London: 37-77.

SNOW, B.K. (1974). — The Plumbeous Heron of the Galapagos. *Living Birds*, 13: 51-72.

SOUTHWOOD, T.R.E. (1977) — Habitat, the templet for ecological strategies? *Journ. Anim. Ecology*, 46: 337-365.

SPRAY, C.J. (1978). — *Territorial behaviour of the Carrion Crow,* Corvus corone *L., in relation to food supply: An experimental study.* Unpublished Ph. D. Thesis, Univ. of Aberdeen, Scotland.

SPRUNT, A., OGDEN, J.C., et WINCKLER, S. (1978) — *Wading Birds*. Research Report n° 7, National Audubon Society, New York : 381 p.

STAFFORD, J. (1971) — The Heron population of England and Wales, 1928-1970. *Birds Study*, 18 : 218-221.

STANESCU, D. (1977). — *Recurvirostra avosetta*. Teritoriu si teritorialitate. *Studii si Comunicari*, 21 : 355-367.

STEWART, R.E., et ALDRICH, J.W. (1951) — Removal and repopulation in breeding birds in a spruce-fir-forest community. *Auk*, 68 : 471-482.

STONER, D. (1941). — American Egrets observed from a Hudson River Steamer *Wilson Bull*, 53 : 41-42.

TAMISIER, A. (1972) — *Etho-écologie des Sarcelles d'hiver* Anas c. crecca *L. pendant leur hivernage en Camargue*. These d Etat, Univ. Montpellier.

TAMISIER, A., et TAMISIER M.C. (1981). — L'existence d'unités fonctionnelles démontrée chez les Sarcelles d'hiver en Camargue par la biotélémetrie. *Rev. Ecol., Terre et Vie*, 35 : 563-579

THOMPSON, C.F. (1977). — Experimental removal and replacement of territorial male Yellow-Breasted Chats. *Auk*, 94 : 107-113.

THOMPSON, C.F., et NOLAN, V.Jr (1973). — Population biology of the Yellow-breasted Chat (*Icteria virens* L) in Southern Indiana. *Ecol Monogr.*, 43 . 145-171

TINBERGEN, N. (1936). — The function of sexual fighting in birds, and the problem of the origin of the « territory ». *Bird Banding*, 7 : 1-8.

TINBERGEN, N. (1939) — The behavior of the Snow Bunting in spring. *Trans. Linnean Soc. N.Y.*, 5 : 1-95.

TINBERGEN, N. (1957) — The functions of territory *Bird. Study*, 4 : 14-27.

TOMLINSON, D N S (1976) — Breeding behaviour of the Great White Egret. *Ostrich*, 47 : 161-178.

TOMLINSON, D N.S. (1979) — Interspecific relation in a mixed heronry. *Ostrich*, 50 : 193-198.

UTSCHICK, H. (1981). — Nahrungs grundlagen und Aktivitatsmuster des Graureihers (*Ardea cinerea*) in Bayern *Garmischer Vogelkundliche Berichte*, 10 · 52-72.

UTSCHICK, H., et BUCHBERGER, J. (1980). — Aufenthalt und Jagdaktivitaten des Graureihers in Gebieten unterschiedlicher Funktion · Rast und Nahrungssuche. *Garmischer Vogelkundliche Berichte*, 7 : 9-27.

UTSCHICK, H., et WEBER, E. (1980) — Fischdichte in Salmonidengewassern des Erdinger Mooses, Obb, und Nutzung durch den Graureiher. *Garmischer Vogelkundliche Berichte*, 7 : 28-38

VALVERDE, J A (1956). — Essai sur l'Aigrette garzette (*Egretta g. garzetta*) en France. *Alauda*, 24 : 1-36.

VAN TYNE, J. (1950) — Bird notes from Barro Colorado Island, Canal zone. *Occas. Pap. Mus. Zool. Univ. Mich*, 525 : 1-12.

VEEN J (1980) — Waarom broeden vogels in Kolonies ? *Limosa*, 53 : 37-48

VERMEER, K. (1963). — The breeding ecology of the Glaucous-winged Gull *Larus glaucescens* on Mandarte Island, G C *Occ. Pap British Columbia Prov. Mus.*, 13 : 1-104.

VERMEER K. (1970). — Breeding biology of California and Ring billed Gulls. *Can. Wildl. Serv. Rep Series*, n° 12.

VERNER J (1975). — Avian behavior and habitat management. *Proc Symp on Manage. of Forest and Range Habitats for Nongame Birds U S Dep. Agr. Forest Serv. Gen. Tech. Rep. W O-1.*

VERNER, J (1977) — On the adaptive significance of territoriality. *Amer Natur.*, 111 : 769-775.

VERWEY, J. (1930). — Die Paarungbiologie des Fischreihers. *Zool. Jahrb.*, 48 : 1-120.

VINES, G. (1979). — Spatial distributions of territorial aggressiveness in Oystercatchers *Haematopus ostralegus* L. *Anim. Behav.*, 27 : 300-308.

VOISIN, C. (1970). — Observations sur le comportement du Héron bihoreau *Nycticorax n. nycticorax* en période de reproduction. *L'Oiseau et R.F.O.*, 40 : 307-339.

VOISIN, C. (1976). — Etude du comportement de l'Aigrette garzette (*Egretta garzetta*) en période de reproduction. *L'Oiseau et R.F.O.*, 46 : 387-425.

WALLACE, R.A. (1973). — *The Ecology and Evolution of animal behavior.* Goodyear Publishing Comp., Pacific Palisades, California.

WARD, P., et ZAHAVI, A. (1973). — The importance of certain assemblages of birds as « information-centres » for food-finding. *Ibis*, 115 : 517-534.

WATSON, A. (1967). — Territory and population regulation in the Red Grouse. *Nature*, 215 : 1274-1275.

WATSON, A., et JENKINS, D. (1968). — Experiments on population control by territorial behaviour in Red Grouse. *J. Anim. Ecol.*, 37 : 595-614.

WATSON, A., et MOSS, R. (1970). — Dominance, spacing behaviour and aggression in relation to population limitation in vertebrates. *In* WATSON, A. (ed) : *Animal populations in relation to their food ressources.* Blackwell, Oxford : 167-220.

WELTY, J.C. (1962). — *The Life of Birds.* Saunders, Philadelphia & London.

WESOLOWSKY, T. (1981). — Population restoration after removal of Wrens (*Troglodytes troglodytes*) breeding in Primaeval Forest. *Journ. Anim. Ecol.*, 50 : 809-814.

WITHERBY, H.F., JOURDAIN, F.C.R., TICEHURST, N.F., et TUCKER, B.W. (1939). — *The Handbook of British Birds*, vol. 3. London, Whiterby.

WIENS, J.A. (1971). — On group selection and Wynne Edwards' hypothesis. *In* McLAREN, I.A. (ed) : *Natural regulation of animal numbers.* Atherton Press, New York : 116-135.

WIENS, J.A. (1976). — Population responses to patchy environments. *Ann. Rev. Ecol. Syst.*, 7 : 81-120.

WILLARD, D.E. (1977). — The feeding ecology and behavior of five species of herons in Southeastern New Jersey. *Condor*, 79 : 462-470.

WILLIAMS, G.C. (1975). — *Sex and evolution.* Princeton Univ. Press.

WILSON, E.O. (1975). — *Sociobiology.* Harvard, Belknap Press.

WOOLFENDEN, G.E., WHITE, S.C., NUMME, R.L. et ROBERTSON, W.B. Jr. (1976). — Aggression among starving Cattle Egrets. *Bird Banding*, 47 : 48-53.

WYNNE EDWARDS, V.C. (1962). — *Animal Dispersion in Relation to Social Behaviour.* Edinburgh and London, Oliver and Boyd.

WYNNE EDWARDS, V.C. (1966). — Self-regulation of bird populations and the r... of social behaviour. *Ostrich, Suppl.* 6 : 381-387.

YEATMAN, L. (1976). — *Atlas des Oiseaux nicheurs de France.* Soc. Ornith. France, Paris.

ZIMMERMANN, F., GÉRARD, H., et CHARLES-DOMINIQUE, P. (1976). — Le radio-tracking des vertébrés : conseils et techniques d'utilisation. *Rev. Ecol., Terre et Vie*, 30 : 309-346.

Laboratoire d'Evolution des Systèmes Naturels et Modifiés,
Muséum National d'Histoire Naturelle,
36, rue Geoffroy-St-Hilaire, 75005 Paris
et Laboratoire de Zoologie et d'Ecologie, Faculté des Sciences,
bd du Général Leclec, 35052 Rennes Cedex.

La Quille (île Saint Paul, océan Indien), sanctuaire de populations relictes

par Benoît TOLLU

Depuis sa découverte en 1559 (1), l'île Saint Paul (38°43'S, 77°30'E) a été visitée de nombreuses fois. Après les grands massacres d'otaries à fourrure du 18e siècle, l'activité humaine s'y est progressivement tournée vers la pêche ; dès 1819 un établissement permanent existait dans le Bassin du Cratère (DE RAVISI 1853).

Si l'on excepte la visite de BARROW en février 1793, les naturalistes n'approchèrent ou ne visitèrent l'île qu'à partir de la seconde moitié du 19e siècle : GOULD en 1848, MACGILLIVRAY en 1842 et 1853, PELZELN en 1857, VÉLAIN et LANTZ (2) en 1874, VON MARTENS en 1875, CHUN en 1899. Au 20e siècle se succédèrent VANHÖFFEN en 1903, AUBERT DE LA RÜE en 1928 et 1931, G[illegible] en 1964, SEGONZAC en 1970, DESPIN, MOUGIN et SEGONZAC en 1971 avant que nous ne séjournions sur cette île en décembre 1971, janvier et décembre 1972, février 1973, après l'avoir visitée partiellement en avril 1966 et avant d'y retourner quelques heures en décembre 1982. Enfin, HARRIS y fit une brève escale en 1980.

Les relations de voyage, journaux de bord et publications scientifiques ne permettent pas de dresser avec précision une liste des espèces avant peuplé cette île avant qu'elle ne fût dévastée par l'action directe ou indirecte de l'homme. Des incendies l'ont ravagée plusieurs fois, la dernière en 1959. Au début du 19e siècle, rats et souris pullulaient déjà. En 1843, plus de trois cents cabris y vivaient en toute liberté et quatre chats angora y furent importés, s'ensauvagèrent rapidement et, avec les Rongeurs qu'ils délaissaient, contribuèrent à l'anéantissement des populations de Procellariens (DE RAVISI *op. cit.*).

A plusieurs reprises ont aussi été introduits des moutons, porcs, quelques bovins et, à la fin du siècle dernier, des lapins. Un bouc et deux chèvres furent lâchés en décembre 1981 ; un an plus tard une chèvre était retrouvée morte et les deux survivants éliminés volontairement. Ces

(1) Selon le portulan d'Evert GYSBERTHS.

(2) C'est à Auguste LANTZ, conservateur du Muséum de Saint Denis de la Réunion que l'on doit la première série d'oiseaux de Saint Paul.

tentatives d'acclimatation échouèrent pour la plupart mais les quelques especes naturalisées se sont tellement reproduites qu'en 1969 l'avifaune reproductrice (3) semblait reduite à deux espèces le Gorfou sauteur *Eudyptes chrysocome moseleyi* (4) et l'Albatros à bec jaune *Diomedea chlororhynchos*. Une troisième espèce était signalee en 1970, le Puffin à pieds pâles *Puffinus carneipes* mais il semble s'agir là d'une néo-colonisation (SEGONZAC 1970).

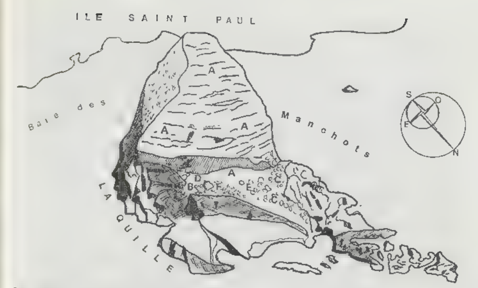
D'après le mode des peuplements insulaires, la surface réduite et le très grand isolement de cette île, on peut supposer qu'elle etait habitée par un nombre reduit d'espèces largement représentees, le facteur trophique n'étant pas limitant. Certains ossements subfossiles provenant de sa seule voisine, l'île Amsterdam, attestent l'existence d'espèces maintenant disparues du district (JOUANIN et PAULIAN 1960) Par compilation, on peut supposer que l'avifaune devait comprendre une douzaine d'especes nicheuses dont deux Dioméděidés (*Diomedea chlororhynchos* et *Phoebetria fusca*), trois Procellariidés (*Pachyptila vittata*, *Procellaria aequinoctialis*, *Puffinus assimilis*), deux Hydrobatidés (*Fregetta grallaria*, *Pelagodroma marina*), un Sphéniscidé (*Eudyptes chrysocome moseleyi*), deux Laridés (*Sterna vittata*, *Stercorarius skua lönnbergi*).

L'examen systématique des pentes du cratère et du volcan n'ayant apporté aucun fait nouveau, notre seul espoir de retrouver quelques vestiges de cette faune en grande partie disparue était de prospecter les quelques points susceptibles d'être demeurés à l'abri de toute déprédation l'îlot Nord (11 m), le Rocher du Milieu (18 m), la Quille (85 m). Le débarquement s'est avéré impossible sur le premier. Il en a été de même pour le second mais, un peu abrité par le Dos de Chèvre, il nous a semblé pouvoir héberger quelques couples de sternes ; toute sa partie médiane s'est effondrée durant l'hiver 1980. D'un abord délicat, il est possible de débarquer sur la Quille ce que nous avons fait à deux reprises en 1972 (28 janvier, 30 décembre) et dix ans plus tard, le 8 décembre 1982 Isolé du volcan par un chenal de 150 mètres, ce rocher de la baie des Manchots semble effectivement resté intact. Aussi en quelques heures avons-nous pu constater la nidification de six espèces : *Fregetta grallaria* *Pachyptila vittata*, *Pachyptila turtur*, *Puffinus assimilis*, *Sterna fuscata* et *Sterna vittata*.

La Quille est un rocher en forme de pain de sucre irrégulier, haut de 85 m. Il est constitué d'un empilement de coulées basaltiques à faible pendage où s'insèrent des cinérites Dans les deux tiers supérieurs l'érosion a ainsi pu dégager toute une serie de corniches. Les versants sont très pentus. Les faces est et ouest possèdent des parties moins escarpées qui sont colonisées par *Poa novarae* Au sud-sud-ouest cette graminée envahit aussi un petit ressaut situé une dizaine de mètres au-dessus de l'eau Au nord-est, à la base d'une épaisse couche de tuf couleur brique et à une vingtaine de mètres d'altitude, la raideur de la pente est rompue par une

(3) Dont la nidification avait été effectivement contrôlée.

(4) Dans ce qui suit nous avons retenu la nomenclature adoptée par PRÉVOST et MOUGIN (1971).



La Quille, Ile Saint Paul (océan Indien). — Aires de nidification de *Sterna vittata* (A), *Sterna fuscata* (B), *Pachyptila vittata* (C), *Pachyptila turtur* (D), *Fregetta grallaria* (E), *Puffinus assimilis* (F).

langue rocheuse qui s'abaisse jusqu'à la mer. Très chaotique vers l'ouest et en son milieu, cette langue s'élève vers l'est où le sol cendreux est partiellement couvert par *Scirpus nodosus* et *Poa novarae*. Là, elle cesse brutalement en tombant verticalement sur un platier, formant une petite falaise. Dans cette dernière bée une grotte partiellement envahie par le flot son ouverture triangulaire se prolonge jusqu'à la mer par un thalweg coupant l'estran en deux.

La nidification de la Sterne subantarctique *Sterna vittata* n'est pas surprenante Sa population est encore de plusieurs centaines de couples et on savait déjà qu'elle fréquentait assidûment la Quille ; mais aucun nid n'avait été observé sur l'île. Ceux-ci sont établis sur toutes les corniches de l'éminence ; on en trouve aussi à découvert au pied de la couche de tuf Quelques uns sont construits dans les anfractuosités rocheuses où l'on observe un certain parasitisme (accidentel ?) : plusieurs nids de *Pachyptila vittata* possédaient un œuf de sterne en plus de l'œuf de ce prion qui couvait ainsi deux œufs. La ponte commence début novembre et dure au moins jusqu'à la fin janvier car à chacun de nos passages nous avons constaté la présence d'œufs frais et de poussins juste éclos Les immatures stationnent dans les zones à *Poa novarae*. Les œufs récoltés sont de forme ovale pointu voire pyriforme. Leurs mensurations sont respectivement 46,4 × 30,9, 42,1 × 33,2, 43,0 × 32,8 et 43,5 × 32,5 mm. Plusieurs nids contenaient deux œufs.

Surprenante est la présence de la Sterne fuligineuse *Sterna fuscata*, laquelle semble n'avoir jamais été signalée dans cette région. Cette sterne,

largement représentée dans les deux hémisphères, reste inféodée à la zone tropicale. Un couple paradait lors de notre visite du 30 décembre 197.. Le 8 décembre 1982 un couple nicheur était observé à quelques mètres du lieu de cette première observation. Le nid était installé dans une touffe de *Poa* et contenait un œuf de 51,6 × 35,7 mm. Les sujets étaient beaucoup moins sauvages que les Sternes subantarctiques, toujours agressives sur leurs sites de reproduction. Ils se laissèrent approcher jusqu'à un mètre environ, s'écartèrent sans s'envoler et le couveur se remit tranquillement sur son œuf dès que nous l'eûmes replacé dans le nid.

Le Prion de Forster *Pachyptila vittata* était autrefois très nombreux à Saint Paul (PÉRON 1824). En janvier 1853 MACGILLIVRAY avait récolté sur la Quille quatre couveurs : trois mâles et une femelle (BOURNE et DAVID à paraître). Il abondait encore en 1874 (VELAIN 1877). PAULIAN l'avait remarqué aux alentours de la Quille en 1956 et nous faisions la même observation en avril 1966. *Pachyptila vittata* y est actif jour et nuit : de jour nous l'avons vu plusieurs fois voler dans le cratère et, à plusieurs reprises, il a été attiré nuitamment par les lumières de notre cabane. Il niche dans la partie chaotique de la langue rocheuse plus haut décrite. Le nid est fait du mélange de quelques graviers et brins de paille. On le trouve surtout sous les rochers. Dans un même abri, nous en avons compté jusqu'à sept distants les uns des autres d'une soixantaine de centimètres en moyenne. D'autres nids sont situés à l'air libre au fond des étroits passages situés entre deux blocs. Deux œufs récoltés mesurent 49,8 × 36,7 et 48,9 × 35,7 mm. Un troisième, trouvé abandonné mais que nous pensons pouvoir attribuer à cette espèce, mesure 48,0 × 36,0 mm. La population, estimée à 150 couples en 1972, nous a paru plus réduite en 1982 ; mais notre visite était al... avancée de trois semaines. A la fin janvier nous n'avons pas observé de poussins. L'incubation étant d'environ 56 jours, la ponte commence donc début décembre et les premières éclosions surviennent probablement début février. Tous les reproducteurs n'ont pas rejoint la colonie début décembre.

Le Petit Prion *Pachyptila turtur* n'avait non plus jamais été signalé à l'île Saint Paul mais un exemplaire fut récolté à l'île Amsterdam le 18 j... 1976. Il a échappé à notre attention lors de nos deux premières visites. Peut-être quitte-t-il la Quille fin décembre ? On sait que les diverses populations ont leur cycle reproducteur décalé de quelques semaines. Au 8 décembre 1982, le vent étant faible, sa présence ne pouvait nous échapper tant les oiseaux chantaient. Sur une zone de quelques mètres carrés seulement, nous avons trouvé une dizaine de terriers creusés dans un petit talus de cinérite, à l'extrémité de la pointe est de la langue rocheuse, au pied de la paroi basaltique. La colonie étant des plus réduites, nous nous sommes refusés à ouvrir le moindre terrier mais, l'un ayant été éventré par une chute de pierres, nous avons pu récolter un spécimen à demi momifié ainsi qu'un œuf blanc que l'on peut sans risque lui attribuer (46,5 × 30,0 mm). A moins de coloniser les éboulis rocheux comme dans d'autres stations, cette population de Petits Prions ne saurait s'accroître tant son biotope actuel est réduit. Très exposée, encore faudrait-il qu'une chute de rochers ne vienne pas l'anéantir définitivement.

Aussi restreinte semble être la population du Pétrel tempête à ventre blanc *Fregetta grallaria*. Cette espèce polymorphe est encore très mal connue. Sans doute correspond-elle au « Pétrel satanite » qui, selon PÉRON (*op. cit.*), nichait en grand nombre à Saint Paul. Un specimen a été capturé en 1951 au sud de l'île Amsterdam (SEGONZAC 1972). Au voisinage de cette île, PAULIAN l'avait observé par deux fois en 1956 ainsi que GILL en 1967. Découverte en janvier 1972, la reproduction de cette population était contrôlée fin décembre de la même année par la présence d'individus se tenant sur leur œuf. En décembre 1982 nos recherches sont restées vaines. L'absence de reproducteurs début décembre laisse supposer que la ponte débute la seconde quinzaine de décembre. Les oiseaux nichent dans les pierriers de faible granulométrie situés dans la partie médiane de la langue rocheuse. Ils étaient parfaitement dissimulés et leur présence nous a été révélée par leurs chants. Les deux nids étudiés étaient constitués d'une couche de fétus de paille sur laquelle reposaient des graviers. Chacun contenait un œuf blanc finement moucheté de brun surtout vers le pôle obtus. Un œuf mesurait 37,5 × 26,7 mm. Trouvé abandonné en 1982 et semblant pouvoir lui être rapporté, un autre mesure 33,0 × 24,0 mm.

Le Petit Puffin *Puffinus assimilis* est connu comme ayant niché aux îles Saint Paul et Amsterdam. Un sécimen a été capturé en janvier 1956 au large de Saint Paul (SEGONZAC *op. cit.*). JOUANIN et PAULIAN (*op. cit.*) l'ont reconnu parmi des ossements provenant de l'île Amsterdam. Nous n'avons pas observé cet oiseau durant les dix-sept mois passés sur ces îles ni constaté *de visu* sa reproduction sur la Quille, mais nous en avons réuni des preuves. En janvier 1972, deux spécimens, dont un en bon état de conservation, étaient trouvés morts. Les mensurations et surtout la présence de duvet attestent qu'il s'agit de jeunes. La reproduction est donc hivernale comme dans bien d'autres stations des deux hémisphères (Gough, Australie, Salvages...). Dix ans plus tard, à l'endroit exact où l'une des deux dépouilles avait été ramassée, nous avons trouvé dans une crevasse de rocher un œuf blanc, abandonné depuis longtemps, de 56,7 × 37,0 mm. Il semble possible de l'imputer à ce puffin, lequel est connu pour nicher volontiers dans les abris offerts par les chaos de rochers.

Ainsi, la Quille abrite six espèces reproductrices, autres que les trois nichant sur le volcan tout proche. A l'exception de la Sterne subantarctique qui colonise aussi les corniches du pain de sucre, la totalité des oiseaux niche sur les quelques ares de la langue rocheuse. Ce manque d'espace ne permet pas d'espérer un plus grand développement des populations. Tous les biotopes présents sont exploités. Grâce au décalage des cycles reproducteurs cet espace restreint semble utilisé pratiquement toute l'année. L'intérêt de ce site est donc exceptionnel et il est remarquable qu'il ait pu parvenir ainsi jusqu'à nous. Il nous faut insister sur la précarité de ce sanctuaire, dont la visite régulière nous semble devoir être interdite. C'est la raison pour laquelle nous avons tant différé la publication de nos trouvailles d'il y a dix ans.

REMERCIEMENTS

L'Administration du Territoire des Terres Australes et Antarctiques Françaises a bien voulu prendre en charge ces recherches, M. J.P. BLOCH étant Directeur des Laboratoires Scientifiques, puis M. B. MORLET Chef de la Mission de Recherche du Territoire.

C'est grâce à l'obligeance du capitaine P. RIOU, commandant du « Sapmer II », du capitaine BARBARIN, commandant de l' « Austral », et de leurs équipages que nous avons pu débarquer sur la Quille.

W.R.P. BOURNE (Université d'Aberdeen) nous a apporté le concours de ses recherches historiques.

Que tous trouvent ici l'expression de notre profonde gratitude.

SUMMARY

The author gives the results from three visits to La Quille (Ninepin Rock), a reef very close to Saint Paul Island (Indian Ocean) paid in January and December 1972 and in December 1982. Four species of sea-birds (*Fregetta grallaria Pachyptila vittata, Puffinus assimilis, Sterna vittata*) which had nested previously at St Paul were found breeding, as well as two new species nesting for the first time at this station (*Pachyptila turtur, Sterna fuscata*). Nests and size of eggs are briefly described. In 1982 only three species reproduce sucessfully on the main island: *Eudyptes chrysocome mossleyi, Diomedea chlororhynchos* and *Puffinus carneipes*. The last species was first noted in 1970 but as a migrant. Free from any predator, La Quille is consequently the ultimate bird reserve in the Saint Paul area.

REFERENCES

ALBERT DE LA RÜE, E. (1932). — La faune des îles Saint Paul et Amsterdam. *Terre et Vie*, 11 : 642-662.

AUBERT DE LA RÜE, E. (1953). — *Les terres australes*. Paris. Presses Univ. France, coll. « Que sais-je ? », 603.

BARROW, Sir J. (1808). — *Voyage to Cochinchina in the years* 1792 *and* 1793. London.

BOURNE, W.R.P., et DAVID, A.C.F. (à paraître). — The birds of St Paul and Amsterdam Islands, Southern Indian ocean. *Bull. B.O.C.*

CHUN, C. (1903). — *Aus den tiefen des Weltmeeres. Schilderung von der Deutschen Tiefsee Expedition*. Jena, G. Fischer.

DENHAM, H.M. (1854). — A few days at Isle St Paul, Indian ocean. *Nautical Magazine*, 23 : 68-81, 261-265.

GILL, F.B. (1967). — Observations on the Pelagic Distribution of Seabirds in the Western Indian Ocean. *Proc. U.S. Nat. Mus.*, 123, 3605 : 1-33.

GOULD, J. (1848). — *Birds of Australia*. VII.

HARRIS, M.P. (1982). — Seabird counts made during a crossing of the southern indian and atlantic oceans. *Br. Ant. Surv. Bull.*, 55 : 105-109.

JOUANIN, C. (1953). — Le matériel ornithologique de la mission « Passage de Vénus sur le soleil » (1874), station de l'île Saint Paul. *Bull. Mus. Nat. Hist. Nat.*, 25 : 529-540.

JOUANIN, C., et PAULIAN, P. (1960). — Recherches sur des ossements d'Oiseaux provenant de l'île Nouvelle Amsterdam (océan Indien). *XII° Congrès ornith. int., Helsinki* : 368-372.

MACGILLIVRAY, J. (1853). — *Journal of observations on board H.M.S. Herald*. Ms ADM7, 851 and 852, Public Record Office, London.

PAULIAN, P. (1960). — Quelques données sur l'avifaune ancienne des îles Amsterdam et Saint-Paul. *L'Oiseau et R.F.O.*, 30 : 18-23.

PELZELN, A. von (1879). — Vogel. *Reise oster. Freg. Novara* 1857-1859, Wien, Zool. I (2) : 1-176.

PÉRON (1824). — *Mémoires du capitaine Péron sur ses voyages*. Paris, Brissot Thivars, 2 vol.

PRÉVOST, J., et MOUGIN, J.L. (1971). — *Guide des Oiseaux et Mammifères des Terres Australes et Antarctiques Françaises*. Delachaux et Niestlé.

RAVISI, T. DE (1853). — *Les îles Saint Paul et Amsterdam*. Ile de la Réunion, Ch. Jamin, Saint Denis.

SEGONZAC, M. (1970). — La nidification du Puffin à pieds pâles *Puffinus carneipes* à l'île Saint Paul. *L'Oiseau et R.F.O.*, 40 : 131-135.

SEGONZAC, M. (1972). — Données récentes sur la faune des îles Saint Paul et Nouvelle Amsterdam. *L'Oiseau et R.F.O.*, 42, N° spéc. : 3-68.

TOLLU, B. (1975). — Installation d'une base temporaire à l'île Saint Paul. *Doc. Franç., TAAF*, 64 : 4-38.

VANHOFFEN, E. (1901). — Bericht über die bei der Deutschen Tiefsee-Expedition beobachteten Vogel. *J. f. Orn.*, 49 : 304-321.

VANHÖFFEN, E. (1905). — Bericht über die bei der Deutschen Tiefsee-Expedition beobachteten Vögel. *J. f. Orn.*, 53 : 500-515.

VANHOFFEN, E. (1909). — Tiere und Pflanzen von Saint Paul und Neu Amsterdam. *Deutsche Sudpol. Exp.* 1901-1903, Berlin, 2 (geogr. geol. 5) : 399-410.

VÉLAIN, C. (1876). — Les oiseaux de l'île Saint Paul : albatros, stercoraires et gorfous. *Rev. scient., Sér.* 2, 5 : 409-415.

VÉLAIN, C. (1877). — Passage de Vénus sur le soleil. Expédition française aux îles Saint Paul et Amsterdam. Zoologie : observations générales sur la faune des deux îles, suivies d'une description des deux îles. *Arch. Zool. exp. et gén.*, 6 : 1-144.

Ecole Pratique des Hautes Etudes,
Station biologique de Malvaux,
Fondation des Sauvagères,
Cidex 802, Pierrefitte-sur-Sauldre,
F-41300 Salbris.

NOTES ET FAITS DIVERS

Nouvelle observation de la nidification du Pluvier guignard *(Charadrius morinellus* L.) dans les Pyrénées orientales françaises

En juin 1982, nous avons constaté la nidification du Pluvier guignard (*Charadrius morinellus* L.) dans les Pyrénées-Orientales (LESCOURRET et GENARD 1982). Le site de l'observation a fait l'objet de points d'écoute (E.P.S.). Le peuplement de passériformes y est essentiellement représenté par l'Alouette des champs (*Alauda arvensis* L.) avec une densité de 6 couples pour 10 hectares, le Traquet motteux (*Oenanthe oenanthe* L.) (2 couples pour 10 hectares), et quelques rares Pipits spioncelle (*Anthus spinoletta spinoletta* L.) en bordure de la zone. L'association des espèces rencontrées est typique d'une zone plate et ouverte, où l'on trouve en présence herbe et cailloux.

Il s'agit en effet d'un plateau schisteux légèrement vallonné à 2 400 m d'altitude, où des processus morphogénétiques périglaciaires induisent une interpénétration de la pelouse orophile à *Festuca supina* et de la « pelouse » rubannée à *Festuca durissima*, avec en outre une présence de la pelouse à *Trifolium alpinum* localisée aux dépressions (A. BAUDIÈRE comm. or.). Le pourcentage de recouvrement du tapis végétal varie entre 20 et 90 %. Ses propriétés morphologiques et botaniques font de ce plateau un habitat théoriquement très favorable au Pluvier guignard, si l'on se réfère aux données de la littérature (CRAMP et SIMMONS 1982, GÉROUDET 1982). La nidification de cette espèce s'y trouve confirmée par nos observations des 5 et 6 juin 1983.

Le premier jour, nous avons remarqué deux adultes. Nous ayant aperçus, ils ont décrit un cercle autour de nous, d'abord en vol, puis au sol. Après avoir changé de poste d'observation (à 100 m de là derrière une butte), nous avons réalisé que le lieu de la première rencontre se situait à quelques mètres du nid ! (car il s'agissait bien d'un couple). Il est possible que le comportement décrit ci-dessus ait été une tentative de diversion, telle qu'elle est rapportée dans CRAMP et SIMMONS (1982).

Le nid, sorte de cuvette à peine esquissée, installé au sol sur un replat et sommairement garni de lichens, de fétuques et de thym (*Thymus nervosus*), contenait un œuf ocre-olivâtre, tacheté de brun nous avons pu apercevoir le 5 juin au soir, une heure environ après le départ des

parents. Précisons que ce nid était situé seulement à quelques dizaines de mètres de l'endroit où nous avions observé en juin 1982 un Pluvier guignard et quatre poussins.

Au cours de l'après-midi précédant cette découverte, les partenaires ont tour à tour présenté le même comportement, consistant à gratter le sol à l'endroit du nid, à s'y coucher, puis à saisir dans le bec divers matériaux pour les rejeter aussitôt le long des flancs. Ces phénomènes semblent s'apparenter à la « conduite de grattage » signalée dans CRAMP et SIMMONS (1982).

Durant les 9 heures d'observation effectuées au cours des deux journées le temps passé au nid ou à proximité (4 heures) a surtout été le fait de l'un des partenaires Ce dernier alternait couvaison et courts déplacements de quelques mètres autour du nid (3 à 11 par heure, de durée 1 à 6 minutes). Pendant ces sorties il picorait, s'étirait, faisait sa toilette et répétait les gestes de « grattage » décrits ci dessus ; cette dernière séquence s'est aussi produite plusieurs fois au nid.

Nous avons également assisté à de grands déplacements au sol, lors desquels les deux partenaires se sont rejoints pour aller se nourrir pendant des periodes de 10 à 80 minutes (sur les 7 heures d'observation du deuxième jour) et jusqu'à 150 mètres du nid (schéma 1). Les oiseaux se déplaçaient à pas rapides, cou rentré, puis s'immobilisaient, cou tendu pour reprendre ensuite leur marche rasante. Ils s'arrêtaient souvent pour prélever de la nourriture — nous les avons fréquemment vus consommer des *Lumbricidae*. Au cours d'un de ces trajets, un simulacre de copulation a eu lieu.

Le deuxième jour (où l'observation en continu a été la plus longue), le temps passé en grands déplacements a augmenté du zénith au crépuscule (tabl. I). La surface totale couverte au cours des sorties de nourrissage a été estimée à 1,3 ha.

TABLEAU I — % du temps passé au nid ou autour du nid par l'individu couveur. (Heure solaire).

12 h 50 à 13 h	100 %
13 h à 14 h	100 %
14 h à 15 h	67 %
15 h à 16 h	53 %
16 h à 17 h	42 %
17 h à 18 h	35 %
18 h à 19 h	22 %
19 h à 19 h 50	0 %

Par ailleurs nous avons eu à deux reprises l'occasion d'apprécier les reactions du couple vis-à-vis d'un danger potentiel. Un Grand Corbeau (*Corvus corax* L.) est passé en vol non loin de l'oiseau couveur, qui s'est alors levé sur le nid quelques instants sans s'en éloigner pour autant Dans la soiree du 6 juin, alors qu'un des deux partenaires couvait, l'autre est resté debout immobile pendant 17 minutes, à 50 mètres du nid environ le regard fixé sur un point précis. En fait un troisième Pluvier guignard adulte se trouvait dans son champ visuel, apparemment seul, à 300-400 m

au nid Soudain les deux partenaires ont pris leur envol en criant et se sont posés près de l'intrus qu'ils ont chassé en courant (schéma 1).

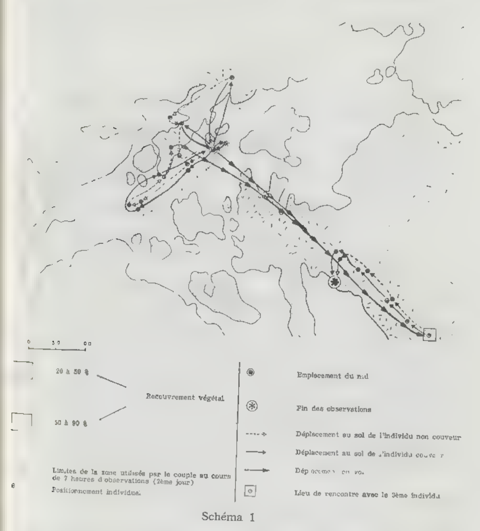


Schéma 1

La présence de Pluviers nicheurs a été confirmée huit jours plus tard par un autre observateur (G. BALENT), qui a constaté trois œufs au nid ; il a en outre remarqué, de la part de l'oiseau couveur, une conduite différente de celle que nous avions notée (présence quasi constante au nid ou à proximité), et a observé à plus d'un kilometre de ce site et à environ 2 500 mètres d'altitude, deux individus se déplaçant ensemble — probablement des femelles. Il y a donc eu en l'espace d'une semaine ponte de deux œufs supplémentaires et peut-être modification du comportement du couple.

Les observations de reproduction qui ont eu lieu au cours de deux années consécutives, et le nouvel element apporté par la présence d'un troisième adulte qui n'est pas forcément solitaire, peuvent donner à penser que la nidification du Pluvier guignard sur ce haut plateau n'est pas d'ordre accidentel.

Références.

CRAMP, S, et SIMMONS, K E L. (eds (1982) *Charadrius morinellus* Dotterel *In The Birds of the Western Palearctic*, vol. III : Oxford Oxford University Press : 183-196.

GÉROUDET, P. (1982) — Le Pluvier guignard *Eudromias morinellus* L *In · Limicoles Gangas et Pigeons d'Europe* Neuchâtel Paris. Delachaux et Niestlé 120-134

LESCOURRET, F, et GÉNARD, M (1982) Première nidification prouvée du Pluvier guignard (*Eudromias morinellus*) dans les Pyrénées françaises. *L'Oiseau et R.F.O*, 52 : 367.

Jean CARLINO, Michel GÉNARD et Françoise LESCOURRET,
Laboratoire de la Faune Sauvage
C.R.A. Toulouse, B.P. 12,
31320 Castanet-Tolosan

9ᵉ conference de l'I.B.C.C.

La 9ᵉ conférence de l « International Bird Census Committee » et la 7ᵉ réunion de l'« European Ornithological Atlas Committee » auront lieu à l'Université de Dijon, Cote d'Or, France, du 2 au 6 septembre 1985.

La conference de l'I B C C. aura pour thème principal (mais non exclusif) · « L'influence de l'homme sur les communautés d oiseaux forestiers » Le Comité de l'Atlas Européen fera le point de l'état d'avancement des travaux de terrain de l'Atlas Européen qui devaient commencer au printemps 1983. Pour tout renseignement complémentaire, s'adresser à B. FROCHOT Laboratoire d'Ecologie, Bâtiment Mirande, Université, 21000 Dijon, France

BIBLIOGRAPHIE

BERGMANN (H.-H.) et HELB (H.-W.)
Stimmen der Vögel Europas
Gesänge und Rufe von über 400 Vogelarten in mehr als 2000 Sonagrammen

(B L V Munich, Vienne, Zurich, 1982 - 416 ppp, nombreux dessins au trait, plus de 2 000 sonagrammes. Relié. — Prix : non mentionné).

Ce livre est en quelque sorte l'équivalent moderne du celebre ouvrage allemand d'A VOIGT (Exkursionsbuch zum Studium der Vogelstimmen, Quelle & Meyer, Heidelberg) qui était absolument inégalé jusqu'à présent et dont la dernière édition (la 12e) établie par E. BEZZEL, parue en 1961, décrivait les émissions acoustiques de 305 espèces aviennes d'Europe Il comprend une introduction (pp 8-37) dans laquelle les auteurs, spécialistes de l'enregistrement, décrivent l'appareil vocal des oiseaux, la méthode à suivre pour étudier leurs emissions vocales, expliquent ce qu'est un sonagramme et enfin commentent les différentes rubriques des articles consacrés aux espèces. La liste systematique de celles-ci précede la seconde partie (pp. 38-402) dans laquelle chaque oiseau est presenté de la façon suivante en une page (ou une demi-page) : noms allemand et scientifique, poids, critères d'identification, habitat, répartition, description du chant, des cris et éventuellement des autres sons émis (par le bec, les ailes ou les rectrices) Cet expose comporte des onomatopees et des indications sur la source de certains signaux En bas de page se trouvent le ou les sonagrammes sur lesquels les onomatopees utilisées sont fréquemment reproduites. En principe, les auteurs ont utilisé leurs propres enregistrements pour preparer les sonagrammes mais ils ont également fait appel aux documents obtenus par de nombreux autres ornithologistes et parmi eux nos compatriotes J C. ROCHÉ, C CHAPPUIS, C ERARD, M TERRASSE, J P. VARIN et J VIELLIARD. L'appendice (pp 403-410) donne une liste des travaux de bio-acoustique classés d'après les numéros attribués aux espèces. Index.

VOIGT avait imaginé un système d'onomatopées et de symboles, parfois accompagnes de notes de musique pour decrire de la façon la plus précise possible la voix des oiseaux On le sait, ce procédé a ses faiblesses car nous n'entendons pas les sons de la même façon et de plus leur expression change selon la prononciation dans les différentes langues. C'est pourquoi certains estiment qu'il s'agit d'une méthode primitive, périmée, qui doit être remplacée par les sonagrammes, représentations objectives de la structure des sons Cette opinion me paraît exagérée. Il faut, me semble-t-il distinguer la *description* des sons et leur *analyse*. Dans le premier cas, l'emploi d'onomatopees, syllabes ou eventuellement notes de musique, paraît irremplaçable ; dans le second, le sonagramme est effectivement le seul moyen d'obtenir une representation detaillée et graphique des sons Vouloir remplacer l'un par l'autre est inutile car ils se completent Un debutant et meme un ornithologiste plus avancé ne peut comparer mentalement ce qu'il a entendu avec un sonagramme car celui-ci n'a guère de pouvoir évocateur alors qu'une onomatopée en a un puisqu'elle est formée de lettres de l'alphabet. D'ailleurs, les auteurs reconnaissent ce fait

(p 20) et disent qu'il faut une longue expérience pour se faire une idée approximative d'un chant ou d'un cri à l'examen d'un sonagramme. En réalité il faut utiliser ces deux moyens conjointement.

Ce guide, très utile et très recommandable, remplace le livre de VOIGT sans toutefois lui être toujours supérieur dans la description des émissions sonores des oiseaux d'Europe. Bien entendu, l'inclusion de sonagrammes lui confère une originalité sans équivalent à ce jour. Au total, ce sont 418 espèces aviennes qui sont considérées. La présentation est excellente comme toujours chez B L V

M. CUISIN.

BERNDT (R.) et WINKEL (W.)

Oeko-ornithologisches Glossarium — Eco-ornithological glossary

(Duncker et Humblot, Berlin-Ouest, B P. 410329, 1000 Berlin 41. Numéro spécial de la revue *Die Vogelwelt*. 1983. — 80 pp. — Prix : 30 DM).

La rédaction d'un glossaire des termes utilisés dans une science est utile car elle améliore la compréhension entre spécialistes. Encore faut-il que les définitions soient largement acceptées pour que ce rôle soit rempli. R. BERNDT et W. WINKEL, ornithologistes très connus (actuellement ils travaillent, entre autres sur le Gobe-mouches noir), avaient déjà publié dans *Die Vogelwelt* une esquisse de ce vocabulaire (1977, 98 : 161-192). Dans cette version considérablement augmentée les auteurs ont eu l'excellente idée d'ajouter une traduction anglaise de tous les termes (elle est due à R. JELLIS) et cette initiative accroîtra le nombre des utilisateurs. Chaque définition en allemand est donc immédiatement suivie de son équivalent anglais et dans l'index des termes anglais les termes correspondants en allemand sont mentionnés.

Cet ouvrage est original car il renferme un certain nombre de mots très employés par les ornithologistes mais aussi des termes d'écologie générale. Il peut donc également rendre des services à d'autres naturalistes. Bibliographie de 2 pages.

J'ai noté une certaine disparité entre la place affectée aux différentes définitions. Ainsi, *biotope* est longuement traité (25 lignes) alors que *niche* n'a droit qu'à deux lignes (c'est nettement insuffisant). Par ailleurs, on ne saurait souscrire à certaines définitions notamment celle de la migration (2 lignes) considérée comme « mouvement d'un individu ou d'une espèce pour autant que la destination du vol se trouve en dehors de l'espace fréquenté à l'occasion des activités quotidienne » ! ! ! Ceci est ahurissant et ne contribuera certainement pas à clarifier les idées. Les termes allemands Zug et Wanderung ne figurent pas et sont remplacés par Migration. On cherche en vain les termes Standvogel, Jahresvogel (= sédentaire), Sommervogel, Teilzieher (migrateur partiel), très couramment employés dans la littérature allemande. Appeler Zigeunervogel (= Vagabundenvogel, Nomadenvogel), c'est-à-dire oiseaux nomades, le Jaseur, le Pinson du Nord et le Sizerin flammé ne me paraît guère conforme à la réalité. Dans la définition de la symbiose l'exemple choisi (celui du Ratel et du Grand Indicateur) est très mal venu et l'explication fournie ne correspond pas du tout à celle qui est donnée généralement. Oekologische Valenz et Oekologische Potenz sont distinguées mais le sens de la première expression est attribué à la seconde. Certaines définitions sont suivies d'exemples (ex. : polymorphisme, polygamie) alors que beaucoup d'autres n'en ont pas (ex. : succession, convergence, etc.). Certains mots cités sont parfaitement inutiles, tels estuaires, locomotion, inclinaison (d'une pente) alors que concurrence n'existe pas et qu'il faut chercher à rivalité pour trouver une explication de cette notion.

En conclusion, l'intérêt de ce glossaire me paraît singulièrement restreint par la trop grande concision ou l'inexactitude de certaines définitions et l'absence de certains termes. Dans un certain nombre de cas il faudra donc avoir recours

à un autre ouvrage tel celui de W. TISCHLER (G. Fischer, U.T.B., n° 430 · Worterbucher der Biologie-Oekologie, 1975), plus général certes mais dont les définitions sont souvent plus claires.

M. CUISIN

CEBALLOS (P.) et PURROY (F.J.)

Pajaros de nuestros campos y bosques

Ministerio de Agricultura. Instituto Nacional para la Conservacion de la naturaleza. ICONA Madrid, 1981. 2e édition. — 284 pp, 126 photos en couleurs, 1 planche en couleurs, 8 planches noir et blanc, quelques dessins au trait. Relié. — Prix : non mentionné).

Dédié aux gardes forestiers espagnols, ce livre peut également être utilisé par les débutants qui y trouveront la description rapide de 113 especes d'oiseaux passereaux, pics et Coraciiformes) vivant dans les bois et la campagne de la Péninsule Ibérique. Huit planches dues à J. VARELA représentent les espèces les plus typiques de plusieurs milieux : jardins et environs des maisons, pinèdes, prés-bois, bosquets, landes, bords des étangs, étage alpin et côtes rocheuses. Deux pages sont réservées à chaque espèce : le texte, une carte de répartition (de la Péninsule Ibérique et des îles Canaries), un diagramme de la présence annuelle et du régime alimentaire occupent celle de gauche, l'autre comportant la fin du texte et une photo en couleurs. Les renseignement fournis sont généraux et limités à l'indication des noms (vernaculaire officiel, scientifique, catalan, portugais, italien et français), de la coloration, de l'habitat, de l'alimentation et des epoques d'arrivée et de départ pour les migrateurs. Il n'y a aucune dimension.

Les pages 254 à 273 traitent de la protection des oiseaux insectivores, de l'utilisation des nichoirs et du baguage des espèces qui les adoptent. Un index achève ce livre dont le mode d'illustration a ses avantages et ses inconvénients · à côté de photos excellentes, d'autres (Cincle p. 89, Accenteur mouchet p 95, Fauvette orphée p. 107, Bouscarle p 127, Bruant jaune p. 191, Gros-bec p. 211, etc) donnent une representation très partielle ou trompeuse de l'oiseau. Comparees à celles des guides de PETERSON et de FITTER, les cartes sont bien plus précises en raison de leur format (5 × 3,5 cm).

M. CUISIN.

HENZE (O.)

Kontrollbuch für Vogelnistkästen in Wald und Garten

(Edité par l'auteur · Litscherweg 8, 7770 Ueberlingen/Bodensee, R F A, 1983. — 326 pp, 140 photos en couleurs 36 photos noir et blanc, 18 planches en couleurs. Relié. — Prix : non mentionné).

En 1943 O. HENZE, forestier de métier, publiait un livre grand format intitulé « Vogelschutz gegen Insektenschaden in der Fortswirtschaft » (éditions F. Bruckmann, Munich, 292 pp), consacré à la protection des oiseaux insectivores en forêt et très richement illustré de photos et d'excellentes planches en couleurs dues au grand artiste allemand F MURR. Ayant acquis une expérience considérable au cours de plusieurs décennies, O. HENZE la résume dans le present ouvrage (qui en est à sa 4e édition) et, aux oiseaux forestiers, il ajoute ceux des jardins et des vergers Modestement intitulé (traduction libre) « Contrôle des nichoirs en forêt et au jardin », ce livre décrit donc les animaux que l'on trouve dans les nichoirs (oiseaux mammifères, insectes) en insistant sur les especes sylvestres (pp. 13-264 celles des jardins étant présentées plus rapidement puisqu'il s'agit des mêmes dans la plupart des cas. Les principaux sujets traités sont :

— L'intérêt de l'installation de nichoirs en forêt pour prévenir les pullulations de certains insectes ravageurs. La densité, les meilleurs emplacements, les modèles les plus appropriés sont décrits (pp. 15-65). — Les occupants des nichoirs et leur biologie (pp. 66-235). — Le contrôle des nichoirs (pp. 236-271). — Le nourrissage hivernal des oiseaux (pp. 272-284). — Les oiseaux des jardins (pp. 285-326).

Pour bien comprendre l'objectif poursuivi par l'auteur, il faut se rappeler qu'après avoir favorisé les plantations de résineux, les allemands se sont aperçus que ces peuplements uniformes représentent un milieu très favorable aux insectes défoliateurs, corticoles, etc. (parmi les premiers, *Panolis flammea, Lymantria dispar, Dendrolimus pini*, etc.), capables d'anéantir rapidement des milliers d'hectares. C'est ainsi qu'ils acquirent une expérience considérable en entomologie forestière et qu'ils cherchèrent les moyens de prévenir les dégâts. L'augmentation du nombre d'oiseaux insectivores a été l'une des méthodes préconisée par O. HENZE et d'autres spécialistes. Il s'agit donc d'offrir à quelques espèces des emplacements de nidification (sous forme de nichoirs) pour que, par leur consommation à l'époque de la reproduction, ces oiseaux maintiennent les populations d'insectes ravageurs à un niveau restreint et empêchent leurs « gradations ». Cette méthode a fait ses preuves mais il est dommage que l'auteur n'ait pas donné davantage de détails sur les résultats obtenus (p. 22).

Le revers de la médaille c'est qu'en créant une avifaune artificielle dans les forêts de production il devient nécessaire de la nourrir et, selon O. HENZE, cet apport (graines de tournesol essentiellement) doit durer de la mi-octobre à la mi-mai pour les mésanges et ceci sans interruption. Ceci prouve que la capacité de charge du milieu est dépassée. La lutte contre les prédateurs qui capturent les passereaux est une autre conséquence de l'intervention humaine. A ce sujet l'auteur estime que le Geai est leur principal ennemi ailé (l'Epervier à moins d'influence en raison de sa faible densité). Selon lui on ne saurait tolérer la présence de plus d'un couple de Geais aux 800-1 000 hectares si l'on veut que les oiseaux utiles puissent prospérer (il faudrait également sur les mêmes surfaces ne pas dépasser 1 couple de Hulotte, 1 couple d'Epervier et 1 couple d'Ecureuils...). La priorité absolue donnée aux insectivores aboutit donc à un véritable élevage et sur ce point on ne saurait souscrire entièrement au point de vue d'O. HENZE qui, entre parenthèses, considère le Geai comme un indésirable parce qu'il mange des glands et des faînes servant à l'alimentation du gros gibier (trop favorisé...).

La prévention des dégâts consisterait pour partie et au moins localement à éviter les très vastes peuplements équiennes de résineux dans les régions où les essences choisies ne sont point parfaitement adaptées au milieu (cf. ce que disait P. GUINIER à ce sujet). Mais il s'agit là d'une politique forestière à long terme.

Je regrette vivement l'absence d'index — absolument indispensable dans un livre aussi dense — car il n'y a pas de table des matières détaillée. L'absence de noms scientifiques est également incompréhensible.

Les photos de W. TILGNER sont remarquables, ainsi que les illustrations de F. MURR. La présentation générale de ce livre original et sans équivalent, est parfaite.

M. CUISIN.

MAKATSCH (W.)

Die Limikolen Europas einschliesslich Nordafrikas und des Nahen Ostens

(V.E.B. Deutscher Landwirtschaftsverlag, Berlin D.D.R. 2e édition, 1982. — 264 pp., 24 pl. en couleurs, dessins, cartes. Relié sous jaquette en couleurs. — Prix : 41 DM)

Décédé en février 1983, W. MAKATSCH a fortement contribué au développement de l'ornithologie en R.D.A. en écrivant des livres destinés à un large public. Depuis le guide d'identification (1re éd. 1966, 4e en 1980) jusqu'aux ouvrages sur

..s ..eufs, les nids, en passant par un manuel en 5 volumes (1958-1962) où les ... sont groupés en fonction de leur habitat, il a toujours adopté un style ... et clair, sachant animer un exposé aride par des souvenirs d'observations ... Certes, dans certains de ses livres on aurait souhaité çà et là ... de précisions, mais il ne faut pas perdre de vue qu'il s'adressait en premier lieu aux débutants.

...ondé par son épouse qui était photographe, il voyagea dans toute l'Europe ... se détourner des oiseaux de sa région d'origine, la Lusace aux environs de Bautzen

Dans le présent ouvrage il dresse un tableau de tous les Limicoles observés ... Europe, Afrique du Nord et au Proche-Orient, qu'il s'agisse d'oiseaux nicheurs ... (espèces américaines par exemple). Ces oiseaux sont décrits comme suit : ... ation sous forme d'un récit personnel, aspect (coloration, allure, longueur ... aile de la queue ... bec et du tarse), caractères de terrain, répartition (traitée ... en détail pour l'Allemagne), habitat, reproduction, migrations, nourriture ... cations très brèves). Une carte de distribution montre l'aire de nidification mondiale. Le cas échéant un dessin d'aile, de bec ou de patte est joint au texte. Les planches sont dispersées dans le corps de l'ouvrage. La partie générale (pp 5-31) comporte un avant-propos, une description générale des Limicoles, une liste des familles avec, pour chacune, un dessin et une carte, enfin la liste des ... décrites, soit 82 au total. Chacune est traitée en 3 ou 4 pages. La ...graphie (7 pages) et deux index achèvent ce volume fort bien présenté de façon originale.

Les illustrations, dues au pinceau d'A. Lippert, montrent les oiseaux en plu... nuptial et d'éclipse, ainsi que des poussins. Elles sont très correctes dans l'ensemble mais certains détails sont parfois mal rendus (ex., tête de *Charadrius ...ndrinus*, dessus de la Glaréole, bec de *Charadrius hiaticula*, etc).

Il est franchement dommage que l'emplacement des planches ne soit pas signalé dans le texte (et réciproquement) : ainsi *Charadrius leschenaultii* est décrit p. 78 et illustré aux pp. 65 et 73 mais il faut feuilleter pour le savoir. Un bon nombre de travaux cités ne figurent pas dans la bibliographie et par ... l'auteur ne semble pas avoir consulté l'Atlas des oiseaux nicheurs de France ni celui de Grande-Bretagne. Les détails permettant la distinction avec les espèces analogues ne sont pas toujours assez mis en valeur (ex. *Charadrius dubius* et *C. hiaticula*) ; de même Makatsch ne signale pas que la Guignette ... l'arrière-train. Cette parcimonie est la principale faiblesse du texte et ce défaut se retrouvait déjà dans la première édition du guide d'identification des oiseaux d'Europe.

En conclusion, ce livre qui n'est pas un traité pour spécialistes (l'auteur le souligne lui-même) intéressera un grand nombre d'ornithologistes qui y trouveront sous une forme condensée, parfaitement lisible, une description des Limicoles observables en Europe, mais je maintiens la réserve exprimée à propos de l'identification comparative.

M. Cuisin

O'Donald (P.)

The Arctic Skua. A study of ecology and evolution of a seabird

Cambridge University Press, Cambridge etc, 1983. — xvi + 325 pp, 27 figures (graphiques, dessins au trait de R. Gillmor, cartes, quelques photos en noir et blanc). Relié sous jaquette en couleurs. — Prix : non mentionné).

L'auteur a étudié le Labbe parasite (*Stercorarius parasiticus*) sur Fair Isle (à ... chemin entre les Orcades et les Shetland, au nord de l'Ecosse) de 1958 à 1961 et de 1973 à 1979. Avant établi et analysé les modèles mathématiques des théories de Darwin sur la sélection naturelle, il a cherché à savoir s'ils étaient applicables à cet oiseau qui se présente sous trois phases (pâle, intermédiaire et mélanique. Quelle est la signification de ce polymorphisme et quelles sont ses

relations avec les facteurs écologiques ? Telle est la question à laquelle il s'est efforcé de répondre en observant une petite population dont presque tous les membres ont été bagués les effectifs ont varié entre 67 couples en 1961 et 139 en 1977, année où 4 adultes seulement n'étaient pas marqués à la fin de la saison de nidification.

Ce livre comprend en fait deux sections, la première (95 pp) étant lisible par tous les ornithologistes, la seconde, qui est une étude génétique au sein d'une population, étant réservée à ceux qui ont des connaissances poussées en mathématiques De même, les exposés théoriques intéresseront surtout ceux qui sont capables de suivre le développement souvent tortueux des idées des sociobiologistes.

Le texte est divisé en 10 chapitres : Le Labbe parasite sur Fair Isle (pp 1 31) ; effectifs et distribution (pp. 32 59) ; comportement alimentaire et écologie (pp. 60-80) (il ne s'agit pas d'une étude du régime mais du kleptoparasitisme et des dépenses énergétiques liées à ce comportement), écologie de la reproduction (pp 81-99) ; génétique (pp. 100-119) ; démographie et sélection (pp 120-144 comportement sexuel (pp 145-179), sélection sexuelle (pp. 180-209) ; modèles génétiques de sélection sexuelle chez les oiseaux (pp. 210-243), préférences sexuelles du Labbe parasite (pp. 244-263) ; conclusions et appendices mathématiques (pp 264-308) Bibliographie (pp. 309-314) et index (pp 315-324). Les données publiées sont originales, sauf celles relatives au comportement alimentaire (en partie), au comportement reproducteur et à la distribution. La présentation est très bonne

M. Cuisin.

Schroder (W.), Zeimentz (K.) et Feldner (R.)

Das Auerhuhn in Bayern

(Bayerisches Landesamt für Umweltschutz Rosenkavalierplatz 3, 8000 München 81, R.F.A Schriftenreihe Heft 49. 1982 R. Oldenbourg Verlag Format 29,5 × 21 cm. 108 pp, 43 illustrations, 40 photos noir et blanc, 38 tableaux Broché. — Prix : environ 17 DM).

Cette étude sur le Grand Tétras en Bavière a été faite pour le compte du ministère bavarois de la protection de l'environnement. Le texte peut en être schématiquement divisé en 4 parties : 1) introduction (travaux effectués en Allemagne et en Tchécoslovaquie ; rappel des caractéristiques de l'oiseau et de sa biologie, méthodes employées) : pp. 7-19. 2) Le Grand Tétras en Bavière (répartition, habitat. Description détaillée des milieux fréquentés montrant leur diversité Chapitre illustré de photos et diagrammes de la structure des peuplements forestiers) : pp 20-68 ; 3) Facteurs agissant sur les effectifs et leur distribution. pp 69 77 ; 4) Mesures préconisées pour la protection Exemples d'études locales : pp. 78 98. Résumé : pp. 99-101. Bibliographie

En Allemagne Fédérale le Grand Tétras connaît un déclin très net (la majorité des effectifs se trouve en Bavière) et il ressort de ce travail que la cause essentielle est le mode d'exploitation forestière qui provoque des changements considérables de l'habitat. Les forêts exploitées irrégulièrement et les forêts « de protection » sont les plus fréquentées par l'oiseau. Les coupes à blanc sur de grandes surfaces et l'exploitation à intervalles rapprochés font fuir le Grand Tétras L'exploitation favorable est celle qui procède par petites touches au rajeunissement des peuplements L'ouverture de routes a souvent des effets néfastes sur les places de chant. Les clôtures entourant les très jeunes peuplements causent de nombreux accidents. Les coupes effectuées près des places de chant entraînent leur désertion. L'influence des facteurs climatiques n'est cependant pas négligeable si le mode d'exploitation n'a pas changé et il semble que les périodes relativement sèches soient favorables à l'oiseau. Enfin, les pertes dues aux prédateurs sont faibles et les seuls qui comptent sont l'Autour et la Martre mais, dans les lieux favorables au Grand Tétras, ils coexistent fort bien

avec lui sans l'éliminer Le rôle des maladies paraît négligeable ; quant à la chasse, elle contribue çà et là à accélérer le déclin Bien que son influence ne soit pas déterminante dans les régions où les effectifs sont encore assez forts (zone alpine), les auteurs demandent son interdiction complète A ce sujet ils précisent que la chasse de printemps a lieu à l'époque où la population est à son minimum qu'elle exclut des coqs avant la reproduction, qu'elle élimine les plus puissants qui jouent un rôle essentiel contrairement à une opinion répandue, et qu'enfin elle dérange la reproduction Le tourisme exerce une action préjudiciable dans les Alpes et ailleurs et, parmi les perturbateurs, les auteurs citent les skieurs, les photographes et les ornithologues.

M. CUISIN.

SMYTHIES (B E.)

The birds of Borneo

(The Sabah Society with the Malayan Nature Society, Sabah-Kuala-Lumpur, 1981, 3ᵉ édition — XIV + 474 pp., 2 pl. de dessins, 45 pl en couleurs, 1 carte en dépliant. Relié. — Prix : non mentionné).

Avant de prendre sa retraite en 1964 B E. SMYTHIES avait publié une première édition des Oiseaux de Bornéo (1960) à laquelle succéda la seconde en 1968. Toutes deux sont épuisées L'édition de 1968 (XX + 594 pp) rassemblait toutes les données relatives à l'avifaune de la grande île (736 000 km²), soit au total 550 espèces SMYTHIES avait également écrit un livre sur les oiseaux de Birmanie (1940, 1953)

Cette troisième édition, révisée par Lord MEDWAY, comte de Cranbrook, diffère de la précédente par d'importantes suppressions justifiées du point de vue économique Les chapitres préliminaires sur la géographie locale, la composition de l'avifaune, les migrations, les rapports entre l'homme et les oiseaux, l'exploitation des nids de salanganes et la mythologie avienne, soit environ 95 pages avec leurs illustrations ont disparu L'ouvrage ne comporte désormais que la liste commentée des espèces avec les illustrations en couleurs Chaque espèce est décrite sous les rubriques suivantes noms, répartition générale, statut, description sommaire, voix, comportement, nourriture et reproduction Une liste de noms de lieu, la bibliographie, l'index et la carte en couleurs (au 3 500 000ᵉ) du relief achèvent ce volume dont la présentation est absolument remarquable Le texte de 1968 a été reproduit intégralement et les nouveautés ont été ajoutées sous forme de notes. Les seuls autres changements concernent la nomenclature La suppression de plusieurs chapitres est certes compréhensible, mais elle n'a pas transformé le livre en guide de terrain, c'est pourquoi tout compte fait, elle me semble avoir été une erreur. En accentuant les tonalités roussâtres, le tirage de certaines planches (p ex XV, XXII, XXXVIII) a considérablement modifié certaines couleurs par rapport à la 2ᵉ édition. En revanche, dans d'autres cas (pl. IV notamment) on observe une amélioration sensible des teintes. Par endroits (pl. XIV), certains détails ont été estompés en cours d'impression.

M. CUISIN.

STERN (H.), THIELCKE (G.), VESTER (F.) et SCHREIBER (R.)

Rettet die Vögel... wir brauchen sie

(Herbig, Munich-Berlin, 1978. — Grand format : 21,5 × 30 cm. 240 pp., très nombreuses photos en couleurs et planches Relié sous jaquette en couleurs. — Prix : DM 38).

Sans aucun équivalent, ce magnifique ouvrage a été conçu pour attirer l'attention d'un large public sur les dangers qui menacent la nature et plus particulièrement l'un de ses éléments les plus visibles — la faune avienne — en

Allemagne Fédérale Son titre, qui signifie littéralement « Sauvez les oiseaux nous en avons besoin » montre qu'il s'agit essentiellement d'un plaidoyer en faveur des espèces en danger dans différents habitats L'introduction (pp 10-29) expose brièvement les caractères des oiseaux et surtout les rudiments de l'écologie.

En Allemagne Fédérale, 86 espèces aviennes sont dans une situation plus ou moins précaire du fait des activités humaines, mais d'autres, au contraire ont bénéficié des transformations apportées aux milieux naturels. Dans cet ensemble, les auteurs en ont choisi 43 qui vivent dans les cités forêts, prairies et champs, cours d'eau, lacs et étangs, tourbières et landes, sur les côtes, en montagne, dans les villages et jardins et enfin dans les paysages créés par l'homme. Pour chacune ils exposent l'influence de la dégradation de l'environnement. Le dernier chapitre (pp. 222-238) résume la situation actuelle en Allemagne Fédérale, précise ce que chacun peut faire pour mettre ses actes en conformité avec ses idées et invite le lecteur à rejoindre les auteurs qui, en 1975, ont fondé une ligue pour la protection de la nature Un index et la liste des photographes achèvent cet admirable volume, vendu à un prix dérisoire (grâce au mécénat de la Lufthansa) si l'on considère la richesse de son illustration, l'habileté de sa conception et sa présentation inédite

Chaque espèce retenue est décrite en une à quatre pages illustrées par des photos et une image due à B FAUST. Ainsi, le Héron cendré est traité en quatre pages agrémentées de 6 photos. En tête de chaque chapitre, H. STERN montre comment l'évolution des activités humaines vers la civilisation industrielle a transformé chaque milieu. Quelques pages décrivent ensuite la faune avienne de celui qui est envisagé.

Des auteurs, seul G THIELCKE est ornithologiste, les autres étant écologistes ou économistes comme F VESTER et R SCHREIBER ou journaliste spécialiste des questions de nature comme H. STERN, mais ils ont parfaitement atteint leur but en écrivant un livre extrêmement attrayant, accessible à tous, qui a connu un succès considérable en Allemagne.

M. CUISIN.

THIBAULT (J.-C.)

Les oiseaux de la Corse
Histoire et répartition aux XIXe et XXe siècles

(Parc Naturel Régional de la Corse, B P 417, 20184 Ajaccio Cedex Paris, 1983 — 256 pp., photos noir et blanc, dessins, cartes, tableaux. Broché sous couverture en couleurs. — Prix : 98 F).

J C THIBAULT, qui travaille dans le cadre du Parc Naturel Régional de la Corse, a rédigé le premier ouvrage d'ensemble sur les oiseaux de ce département Comme il le souligne dans son introduction, les autres régions françaises possèdent (parfois depuis le dix-neuvième siècle) une liste (ou une étude plus détaillée) des oiseaux qui vivent dans leurs limites, mais jusqu'à présent aucun travail d'ensemble n'avait été consacré à la Corse Certes, nombre d'articles avaient paru sur l'avifaune insulaire, relatant les observations d'ornithologistes de divers pays mais il manquait une synthèse Il faut donc féliciter notre collègue d'avoir entrepris et réussi ce travail qui a bénéficié des études effectuées au cours des dernières décennies.

L'introduction relate la genèse de l'ouvrage décrit la géologie de l'île, les différents habitats et les oiseaux qui les caractérisent (pp 12-23), analyse l'originalité de l'avifaune (127 espèces nicheuses à la fin de 1981 dont une endémique traite des migrations (pp 31 34), de l'histoire de l'ornithologie et enfin énumère les musées possédant des collections de spécimens provenant de Corse.

Dans la partie spéciale (pp 42-234), J.C THIBAULT expose la méthode qu'il a suivie puis passe en revue toutes les espèces nicheuses ou non, signalées en

Corse, soit au total 286. Le texte relatif à chacune commence par les noms français et scientifique, définit le statut, signale les périodes de présence et rappelle les observations les plus significatives. Il mentionne la répartition, l'habitat, les déplacements (éventuellement). Chaque article prend fin par une liste des principaux travaux (détaillés dans la bibliographie des pp. 235-242). Les effectifs sont cités pour quelques espèces (rapaces diurnes notamment). Une liste des lieux-dits, étangs, îles, noms corses des communes précède l'index. La présentation est excellente, l'impression en deux couleurs, bleu et noir, faisant ressortir les titres et les références. J'exprimerai un seul regret : il est dommage qu'il n'y ait pas une ou deux cartes pleine page donnant davantage de détails topographiques que les petites cartes des pages 8, 11 et 19. Par ailleurs l'exclusion des noms corses d'oiseaux ne paraît pas vraiment justifiée ; en effet ce livre est publié par le P.N.R. de la Corse, or l'on sait que ce genre d'établissement a entre autres missions celle de mettre en valeur la richesse et l'originalité de la culture locale dont une langue est un élément essentiel.

En conclusion cet excellent ouvrage se recommande par sa clarté, sa valeur documentaire et démontre que l'étude de l'avifaune corse, longtemps délaissée, a pris un nouvel essor sous l'impulsion de J.-C. THIBAULT.

M. CUISIN.

WATLING (D.)

Birds of Fiji, Tonga and Samoa

(Millwood Press, Wellington, Nouvelle-Zélande, 1982. — 176 pp., 32 photos en couleurs, 15 planches en couleurs, nombreux dessins au trait et cartes. Relié sous jaquette en couleurs. — Prix : £ 25).

Ayant passé 15 ans sur les îles Fidji, l'auteur qui a publié une thèse sur un bulbul (*Pycnonotus afer*) introduit, a rassemblé ses observations et celles de ses prédécesseurs pour dresser un inventaire des oiseaux vivant sur les îles Fidji, Tonga et Samoa, situées entre la Nouvelle-Calédonie et les îles Cook dans la partie occidentale de l'océan Pacifique.

Son livre est divisé en cinq parties. La première comprend l'introduction qui traite des méthodes employées, de l'ornithologie dans le Pacifique, de l'isolement écologique des oiseaux terrestres, de la reproduction et de la mue, de la conservation des espèces en danger et du milieu physique. La seconde correspond aux planches en couleurs. La troisième énumère les espèces terrestres et les décrit sous les rubriques suivantes : noms, longueur, critères d'identification, allure en vol, voix, nourriture, reproduction, habitat et distribution, remarques et espèces voisines. La quatrième décrit les oiseaux de mer et les limicoles. Enfin, la cinquième réunit plusieurs appendices : glossaire, bibliographie (245 titres), liste des espèces observées dans la région, index.

Les illustrations de C. TALBOT-KELLY faciliteront l'identification. Précis, clair, lisible par les profanes auxquels il est destiné, ce livre constitue en même temps une bonne source de documentation sur l'avifaune des trois archipels, qui jusqu'à présent n'avait fait l'objet d'aucun travail d'ensemble (il y avait seulement des articles anciens ou publiés dans les revues spécialisées). Bien que son format (30 × 21,5 cm) ne soit pas celui d'un guide de terrain il combine à la fois les avantages de cette catégorie de livre et ceux d'un manuel plus détaillé. On peut cependant regretter l'absence de renvois à la bibliographie dans le corps du texte. La présentation est excellente. Le prix, élevé, se justifie sans doute par la faiblesse du tirage mais limitera le nombre des acheteurs. C'est un cercle vicieux.

M. CUISIN.

WÜST (W.)

Avifauna Bavariae. Die Vogelwelt Bayerns im Wandel der Zeit.
Band I. Gaviiformes Seetaucher bis Charadriiformes Wat-, Möwen- und Alkenvögel

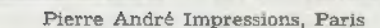
(Ornithologische Gesellschaft in Bayern, 1 B Maria Ward Strasse, 8000 München 19, R.F.A. Non daté. — 728 pp., graphiques, tableaux, cartes, quelques photos noir et blanc, 21 photos en couleurs. Relié sous jaquette en couleurs. — Prix; non mentionné).

Président d'honneur de la Société Ornithologique de Bavière, W. Wüst avait publié en 1962 l'esquisse d'une avifaune de Bavière, le plus grand Land de l'Allemagne Fédérale (70 549 km²) (*Anzeiger orn. Ges. Bayerns*, 6, 1962, 4 : 305-358). Le présent ouvrage constitue le premier tome de cette avifaune. Avec l'aide de nombreux collaborateurs, W. Wüst a classé et résumé une masse d'informations (en 1973 la bibliographie comptait déjà 4 890 titres).

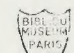
L'introduction comporte un aperçu géographique et géologique (pp. 8-29) dont l'essentiel est formé par l'énumération des principaux types de végétation. Viennent ensuite un historique de l'ornithologie en Bavière (pp. 30-37) et un exposé sur l'évolution de l'avifaune (pp. 38-48). Celle-ci est absolument unique au monde puisque c'est en Bavière qu'ont été découverts les cinq squelettes connus du plus ancien oiseau, l'Archaeoptéryx.

L'essentiel du volume est occupé par la liste des espèces (des Gaviiformes aux Charadriiformes inclus : pp. 51-719). A titre indicatif, chaque espèce nicheuse est traitée sous les rubriques suivantes : noms, statut, distribution, densité, variations des effectifs, alimentation, reproduction, migrations (le cas échéant), sources supplémentaires d'information, mesures de protection et menaces éventuelles. Tous les articles sont signés et les références sont citées dans le texte. Une ou plusieurs cartes et des graphiques accompagnent l'exposé. La longueur des monographies est très inégale : 17,5 pages sont consacrées au Grèbe huppé, 27,5 au Héron cendré mais seulement 4 à la Buse et 5,5 à l'Aigle royal, etc. Au total, 207 espèces sont passées en revue dans cette première partie d'une œuvre magistrale sur les oiseaux de Bavière.

M. CUISIN.



Pierre André Impressions, Paris



Société Ornithologique de France

Fondée le 9 août 1921, reconnue d'utilité publique le 23 mai 1929

SIÈGE SOCIAL, SECRÉTARIAT ET BIBLIOTHÈQUE :
55, rue de Buffon, 75005 Paris
Tél. 707-30-45

La Société a pour but la diffusion des études ornithologiques pour tout ce qui concerne l'Oiseau en dehors de l'état de domesticité. Ses travaux sont publiés dans :

L'Oiseau et la Revue Française d'Ornithologie.

La cotisation annuelle, due à partir du 1er janvier de l'année en cours, est de 180 F pour la France et l'Etranger, à verser au Compte Chèques Postaux de la Société, Paris 544-78 W. Par faveur spéciale, et sur justification, la cotisation sera diminuée de 15 F pour les étudiants français ou étrangers de moins de 25 ans.

Tous les membres de la Société reçoivent gratuitement la Revue.

Liste des donateurs 1983

Dons en espèces : MM. ELIOPULO, CASPAR-JORDAN, OLIOSO, PARANIER, THIBOUT.

Cette liste ne comprend pas les noms d'un certain nombre de donateurs qui ont désiré rester anonymes, ceux des organismes qui nous ont subventionnés, ainsi que ceux des sociétés qui nous ont fait bénéficier de la loi sur les dons faits au profit d'associations reconnues d'utilité publique.

SOMMAIRE

Le Directeur de la publication : C. ERARD
2178 - Imprimerie LUSSAUD, 85200 Fontenay-le-Comte
Pierre ANDRE, Impressions, 3, rue Leverrier, 75006 PARIS